Sammlung Borntraeger Bd. 15

H. Cammerloher

Blütenbiologie I

Gebrüder Borntraeger Berlin

Sammlung Borntraeger Band 15

Blütenbiologie I

Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten

Von

Dr. Hermann Cammerloher

Privatdozenten an der Universität in Wien

Mit 64 Figuren im Text
und 2 Tafeln

263594
20.1.32

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1931

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.
Copyright 1931 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Gedruckt bei A. W. Hayn's Erben, Potsdam

Printed in Germany

Herrn Hofrat

Professor Dr. Richard Ritter von Wettstein

in aufrichtigster Verehrung

und steter Dankbarkeit

gewidmet

VORWORT

Die Blütenbiologie oder Blütenökologie ist jenes Gebiet der Botanik, das sich mit den Einrichtungen der Blüte, die im Dienste der Bestäubung stehen, und mit der Art der Bestäubungsvermittlung beschäftigt. Diese Disziplin hat gerade in den letzten Jahrzehnten neue Wege beschritten und dadurch einen wesentlichen Aufschwung genommen. Die heutigen blütenbiologischen Untersuchungen beschäftigen in gleicher Weise den Systematiker, wie den Pflanzenanatomen und den Pflanzenphysiologen und treten auch auf das Nachbargebiet, die Zoologie, über. Es sind daher auch die Ergebnisse sowohl für den Botaniker, wie für den Zoologen wertvoll, und auch der Praktiker, der Landwirt und Züchter, benötigt eine gewisse Schulung und Kenntnisse auf diesem Gebiete.

Die bisher erschienenen Hand- und Lehrbücher der Blütenbiologie sind entweder Zusammenfassungen von Einzelergebnissen, oder Einführungen in die Morphologie und Anatomie der pflanzlichen Bestäubungseinrichtungen, oder geben eine Methodik der blütenbiologischen Beobachtungstätigkeit. Eine kurz zusammenfassende Arbeit über die Wege und Ziele der heutigen blütenbiologischen Forschung war daher ein Bedürfnis. Dem Verfasser schwebte das Ziel vor Augen, auf streng wissenschaftlicher Grundlage ein Handbuch zu schaffen, das den Stand der heutigen Blütenbiologie zeigt und die Arbeitsweise angibt, deren sich der wissenschaftliche Blütenbiologe bedient. Es wurde daher, dem Umfang der Bände der „Sammlung Borntraeger“ entsprechend, eine Auswahl der zahllosen blütenbiologischen Untersuchungen getroffen, an der diese Arbeitsweise dargestellt wurde.

Um aber die Möglichkeit zu geben, sich in dieses Arbeitsgebiet der Botanik weiter zu vertiefen, wurde auf eine möglichst reiche Angabe von Literatur großes Gewicht gelegt. Dabei wurde darauf Rücksicht genommen, vor allem die neuesten Arbeiten weitestgehend heranzuziehen und dann solche Werke anzuführen, in denen wieder ausführliche Literaturangaben zu finden sind, wodurch auch dem Anfänger das Einarbeiten in dieses anziehende Gebiet biologischer Forschung erleichtert wird.

Der vorliegende Band umfaßt nur jenen Teil der Blütenbiologie, der sich mit der Bestäubungsvermittlung durch Insekten beschäftigt, wobei aber auch kurz die Bestäubung durch den Wind und durch das Wasser berücksichtigt wurde. Die Bestäubung durch Vögel und durch Säugetiere wird in einem zweiten Bande behandelt werden.

Dem Verlage danke ich für sein stetes Entgegenkommen in allen meinen Wünschen und für die mustergültige Ausstattung. Für die Mitarbeit bei der Ausführung der Zeichnungen bin ich Frau Dr. Maria Felkl zu großem Danke verpflichtet.

Weihnachten 1930

H. Cammerloher

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Vorwort 5
A. Einführung 9
B. Spezieller Teil 15
I. Bestäubung durch den Wind 15
II. Bestäubung durch das Wasser 24
1. Bestäubung auf der Wasseroberfläche 25
2. Bestäubung unter Wasser 30
III. Bestäubung durch Insekten 31
1. Wirkung von Farbe und Duft der Blüten 33
a) *Diptera* (Zweiflügler) 34
b) *Hymenoptera* (Hautflügler) 39
c) *Lepidoptera* (Schmetterlinge) 40
d) *Coleoptera* (Käfer) 42
e) Andere Insektengruppen 42
2. Nektar und Nektarersatzmittel 43
3. Die Blumenklassen 60
4. Die anatomische und physiologische Untersuchung . . 91
a) Staubgefäße und Blütenstaub 92
b) Narbe und Griffel 105
c) Nektarium und Nektar 110
d) Die Blütenfarben 115
e) Duft und Duftentleerung 125
f) Blüte und Blütenstand als Ganzes 131
5. Das Experiment 143
6. Insektenbiologie 166
7. Die Photographie im Dienste der Blütenbiologie . . . 173
8. Blütenbiologie und angewandte Botanik 177
Literaturverzeichnis 181
Register 189

A. EINFÜHRUNG

Die Bestäubung der Blüte, d. h. die Übertragung des Pollens auf die Narbe, ist die notwendige Voraussetzung für die Befruchtung, also für einen der wichtigsten Vorgänge im Leben der Pflanze. Die Übertragung des Pollens erfolgt entweder durch den Wind oder das Wasser oder aber durch Tiere[1]). Der ganze Bau der Blüte steht in innigster Beziehung zu diesem lebenswichtigen Prozeß; alle Teile der Blüte zeigen eine Ausbildung, die eine weitgehende Sicherung der Bestäubung gewährleistet.

Auf den allgemeinen Aufbau einer Blüte braucht hier nicht näher eingegangen zu werden; doch muß einiges über die Verteilung und Entwicklung der Geschlechtsorgane in der Blüte erwähnt werden, da solche Angaben in der blütenbiologischen Literatur immer zu finden sind und sie auch bei Beobachtung des Bestäubungsvorganges von Wichtigkeit sind.

Man spricht von Monoklinie oder Zweigeschlechtigkeit, wenn die Blüten sowohl Staubgefäße wie Stempel enthalten, also zwittrig sind.

Im Gegensatz hierzu steht die Diklinie oder Getrenntgeschlechtigkeit; die Blüten enthalten entweder nur Staubgefäße oder nur Stempel; sie sind also entweder rein männlich oder rein weiblich. Es kommt jedoch bei solchen eingeschlechtigen Blüten gelegentlich vor, daß die Organe des andern Geschlechtes in rückgebildetem, funktionslosem Zustande vorhanden sind. Besitzt eine Pflanzenart sowohl männliche wie weibliche Blüten am selben Individuum, so ist sie monözisch oder einhäusig. Sind die

---

[1]) Die Bestäubung kann auch durch direkte Übertragung des Pollens aus den Staubgefäßen auf die Narbe derselben Blüte zustande kommen, wie dies z. B. bei den kleistogamen Blüten der Fall ist.

beiden Geschlechter auf verschiedene Individuen verteilt, spricht man von diözischen oder zweihäusigen Pflanzen.

Was den Entwicklungszustand der Geschlechtsorgane innerhalb einer zwittrigen Blüte anlangt, so können diese entweder gleichzeitig geschlechtsreif sein (Homogamie), oder aber sie sind nicht gleichzeitig im geschlechtsreifen Zustand (Dichogamie). Sind bei dichogamen Blüten zuerst die Antheren reif, so spricht man von Proterandrie oder Protandrie. Sind aber zuerst die Narben belegungsfähig, ehe noch die Antheren geplatzt sind, so liegt Proterogynie oder Potogynie vor. Der Unterschied in der Entwicklungsreife der beiden Geschlechter ist manchmal sehr scharf ausgeprägt, so daß man einen rein männlichen und einen rein weiblichen Zustand der Blüte feststellen kann. Dabei treten oft Lageveränderungen der Geschlechtsorgane beim Übertritt aus dem einen in den anderen Zustand ein; gelegentlich ist auch die Blütenfarbe in den beiden Entwicklungszuständen eine verschiedene.

Die Bestäubung erfolgt in den weitaus meisten Fällen an offenen Blüten (Chasmogamie). Öffnet sich eine Blüte nicht (Kleistopetalie) und tritt in der geschlossenen Blüte eine Bestäubung ein, so nennt man dies Kleistogamie. Die Kleistogamie ist nach Goebel (1924, S. 30) nicht eine Anpassung der Blüten bei Mangel von entsprechenden Bestäubungsvermittlern, sondern gewisse Pflanzen besitzen die Fähigkeit, „unter bestimmten Ernährungsbedingungen Blüten auszubilden, die den normalen gegenüber Hemmungsbildungen darstellen, aber doch Samen hervorbringen". Eine Befruchtung kann auch nur dann eintreten, wenn innerhalb der geschlossen bleibenden Blüte die Geschlechtsorgane eine solche Lage besitzen, daß der Pollen auf die Narbe gelangen kann und die Pflanze selbst fertil ist; unter anderen Umständen würde eine solche Geschlossenblütigkeit (Kleistopetalie) nicht zur Samenbildung führen und für die betreffende Pflanze von großem Nachteil sein (Cammerloher 1923 a).

Mit echter Selbststerilität bezeichnet Lehmann (1928, S. 2) die Unfähigkeit einer Pflanze, Samen hervorzubringen, wenn ihre Blüten mit eigenem Pollen bestäubt wurden, wobei vorausgesetzt ist, daß sowohl die Samenanlagen wie auch der Pollen sonst wohlentwickelt und befruchtungsfähig sind. Diese Art der Selbststerilität bezeichnet Brieger (1930, S. 1) als Parasterili-

tät. Bei blütenbiologischen Untersuchungen kommt diese Art der Selbststeriliät in erster Linie in Frage. Das ganze Sterilitätsproblem ist in letzter Zeit vielfach eingehend studiert worden. Nach den Untersuchungen von Correns sind die Stoffe, welche das Wachstum des Pollens auf dem Griffel hemmen oder hindern, erblich über-

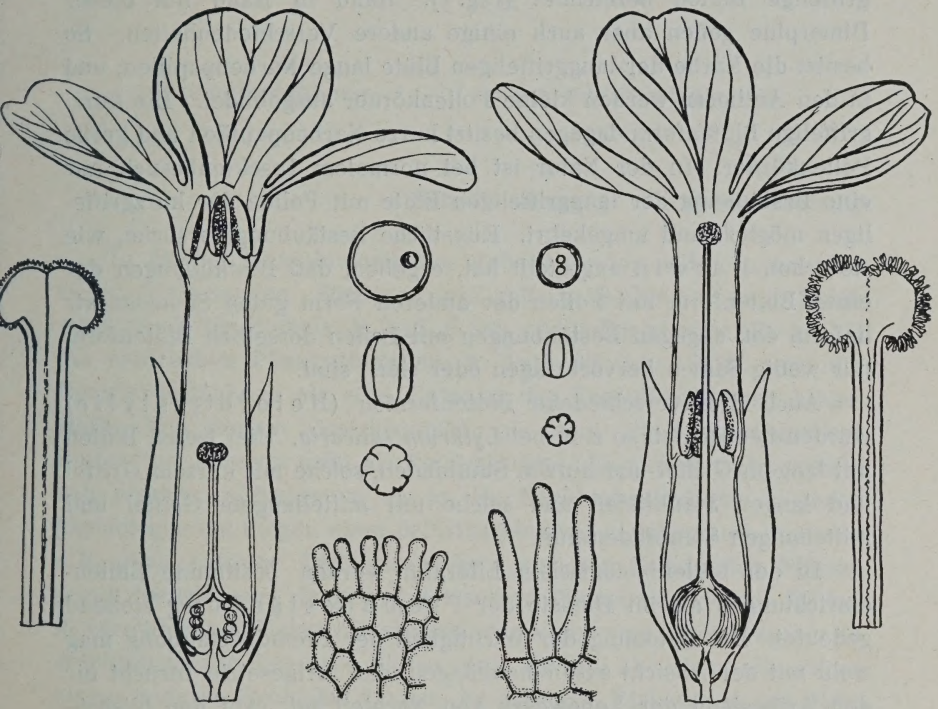


Fig. 1. *Primula veris.* Links Längsschnitt durch eine kurzgriffelige Blüte, Narbe, Pollenkörner und Narbenpapillen dieser Form; rechts Längsschnitt durch eine langgriffelige Blüte, Narbe, Pollenkörper und Narbenpapillen dieser Form. (Nach Darwin.)

tragbar, also nicht Individualstoffe, die jedem einzelnen Individuum zukommen und bei jedem neu entstehen (Lehmann 1928, S. 14).

Eine besonders eigenartige Ausbildung im Blütenbau einzelner Pflanzen ist die Heterostylie. Man bezeichnet damit das Vorkommen von Blüten auf verschiedenen Individuen derselben Pflanzenart, die sich durch verschiedene Länge der Staubfäden und Griffel unterscheiden. Gibt es nur zwei verschiedene Blütenformen, so

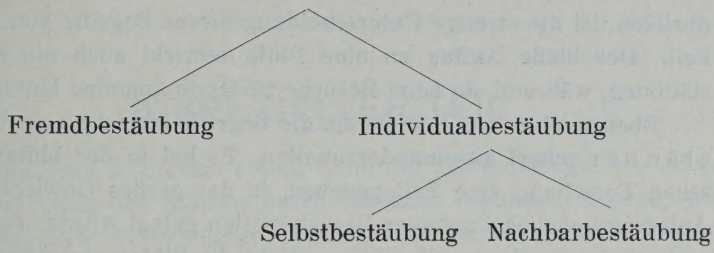
spricht man von Heterodistylie. Das bekannteste Beispiel ist die Primel. Bei *Primula veris* finden sich Blüten mit langem Griffel und tief in der Röhre inserierten Staubgefäßen und anderseits Individuen mit Blüten mit kurzem Griffel und nahe dem Schlund angewachsenen Staubgefäßen; erstere werden als langgriffelige, letztere als kurzgriffelige Blüten bezeichnet (Fig. 1). Hand in Hand mit dieser Dimorphie gehen aber auch einige andere Verschiedenheiten. So besitzt die Narbe der langgriffeligen Blüte lange Narbenpapillen, und in den Antheren werden kleine Pollenkörner ausgebildet. Die kurzgriffelige Blütenform dagegen besitzt kurze Narbenpapillen und große Pollenkörner. In der Natur ist bei normalem Insektenbesuch nur eine Bestäubung der langgriffeligen Blüte mit Pollen der kurzgriffeligen möglich und umgekehrt. Künstliche Bestäubungsversuche, wie sie schon Darwin angestellt hat, ergeben, daß Bestäubungen der einen Blütenform mit Pollen der anderen Form guten Samenansatz liefern, daß dagegen Bestäubungen mit Pollen derselben Blütenform nur wenig Samen hervorbringen oder steril sind.

Auch drei verschiedene Blütenformen (Heterotristylie) wurden beobachtet, so z. B. bei *Lythrum salicaria*. Hier treten Blüten mit langem Griffel und kurzen Staubfäden, solche mit kurzem Griffel und langen Staubfäden und solche mit mittellangem Griffel und mittellangen Staubfäden auf.

In der blütenbiologischen Literatur werden bestimmte Blüteneinrichtungen als im Dienste der Fremdbestäubung stehend gedeutet. Die Betonung der Wichtigkeit der Fremdbestäubung mag wohl mit der Ansicht zusammenhängen, daß fortgesetzte Inzucht für den Artbestand der Lebewesen von Nachteil sei. Auf den tatsächlichen Vor- und Nachteil der Inzucht bei Pflanzen soll hier nicht weiter eingegangen werden. Da aber namentlich der Begriff „Fremdbestäubung" im Gebrauch noch sehr schwankend ist, ihm aber in der Blütenbiologie große Bedeutung zugemessen wird, mögen erst die Bezeichnungen für die Bestäubungsarten streng abgegrenzt werden (Cammerloher 1923 c, S. 196).

Mit Fremdbestäubung (Xenogamie) ist lediglich die Bestäubung einer Blüte mit dem Pollen einer Blüte eines anderen Pflanzenindividuums derselben Art zu bezeichnen. Im Gegensatz hierzu steht die Individualbestäubung oder Idiogamie. Diese kann wieder entweder eine Selbstbestäubung (Auto-

gamie) sein, wenn der Pollen einer Blüte auf die Narbe derselben Blüte gelangt, oder sie ist eine Nachbarbestäubung (Geitonomie), wenn der Pollen einer Blüte auf die Narbe einer andern Blüte desselben Pflanzenindividuums gelangt.



In älteren blütenbiologischen Arbeiten, aber selbst in neueren zusammenfassenden Büchern, wie z. B. in Schneider, Handwörterbuch der Botanik, 2. Aufl. S. 102 und in Engler u. Prantl, die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Bd. 14a, S. 70, wird die Nachbarbestäubung als eine Unterart der Fremdbestäubung hingestellt. Von diesem Gesichtspunkt aus sind aber dann gewisse Blüteneinrichtungen nicht als Einrichtungen, die eine Inzucht unmöglich machen, aufzufassen, da ja die Nachbarbestäubung in ihren physiologischen Folgen einer Selbstbestäubung gleichkommt. So wird z. B. auch extreme Dichogamie kein sicherer Schutz der Pflanze gegen Inzucht sein, da ja auf demselben Pflanzenindividuum Blüten in verschiedenen Entwicklungszuständen vorkommen und besuchende Insekten in der Regel die Blüten einer Pflanze absuchen, ehe sie zu einem anderen Exemplar fliegen. Es wäre die Dichogamie nur dann eine Einrichtung gegen Inzucht, wenn alle Blüten eines Pflanzenindividuums jeweils im selben Zustand sich befänden, wie dies z. B. bei *Fagraea litoralis* der Fall ist (Cammerloher 1927, S. 63). Es ist dies aber wohl das einzige bis jetzt bekannte Beispiel.

Auch einige andere, der blütenbiologischen Terminologie angehörige Ausdrücke bedürfen einer genaueren Abgrenzung ihrer Begriffe. Die willkürliche und ungenaue Verwendung solcher Ausdrücke hat vielfach zu falschen Folgerungen geführt. So hat bereits Knoll (1926, S. 567) die Begriffe „Anflug“ und „Besuch“ genau präzisiert. Als Anflug bezeichnet er „ganz allgemein jede im Fluge ausgeführte Annäherung eines Blütenbesuchers, bevor dieser die

Blume berührt"; als „Besuch dagegen jeden Aufenthalt eines Tieres an der Blume oder in ihr, der mit einer Berührung der beflogenen Teile verbunden ist". Der Anflug kann wohl zu einem Besuch führen, es kann aber dieser auch unterbleiben. Namentlich bei Ausführung von Versuchen, die auf die Wirkung von Farbe und Duft der Blüte abzielen, ist die strenge Unterscheidung dieser Begriffe von Wichtigkeit. Der bloße Anflug an eine Blüte bewirkt auch nie eine Bestäubung, während sie beim Besuche zustande kommen kann.

Ebenso ist es von Bedeutung, die Begriffe B e s u c h e r und B e s t ä u b e r scharf auseinanderzuhalten. Es hat in der blütenbiologischen Forschung eine Zeit gegeben, in der großes Gewicht auf die Anlegung möglichst genauer Besucherlisten gelegt wurde. Solche Besucherlisten, in denen alle Tiere, welche die Blüten einer bestimmten Pflanze besuchen, angeführt werden, haben zweifellos ihren Wert. Wir lernen dadurch einerseits den Besucherkreis einer Blüte kennen, anderseits können daraus bestimmte Schlüsse auf die anlockende Wirkung von Farbe und Duft dieser Blüte gezogen werden. Insbesonders für das Studium der Fern- und Nahwirkung der Blüten sind solche Listen ein wertvolles Hilfsmittel. Um aber den Bestäubungsvorgang bei einer Blüte kennenzulernen, genügt es nicht, alle ihre Besucher festzustellen. Es wird auch notwendig sein, die Tätigkeit dieser Besucher an und in der Blüte genau zu verfolgen. Dabei wird sich oft herausstellen, daß eine ganze Reihe von Insekten eine Blüte aufsucht, in ihr auch den Nektar ausbeutet, ohne aber eine Bestäubung zu vollziehen. Weiter unten wird an einem Beispiel dieser Unterschied zwischen Besucher und Bestäuber deutlich gezeigt werden.

Als B e s u c h e r werden alle Tiere bezeichnet, die durch Farbe oder Duft einer Blüte angelockt werden und diese besuchen. Als B e s t ä u b e r werden aber nur solche Besucher bezeichnet, die bei ihrem Besuche auch eine Bestäubung vermitteln.

B. SPEZIELLER TEIL

Wenn auch in diesem ersten Band der Blütenbiologie vor allem die Bestäubung der Blumen durch Insekten behandelt werden soll, so ist es doch wünschenswert, wenigstens ganz kurz auf die Bestäubung von Blüten durch den Wind (Anemophilie, Anemogamie) und durch das Wasser (Hydrophilie, Hydrogamie) hinzuweisen. Beide Arten der Pollenübertragung wurden eigentlich in der Blütenbiologie stets etwas stiefmütterlich behandelt, wobei aber bei der Wasserblütigkeit bemerkt werden muß, daß die Schwierigkeit der Beobachtung am natürlichen Standort viel an dieser Zurücksetzung Schuld trägt. Sicherlich wird bei beiden Bestäubungsarten eine eingehendere Beschäftigung in der Zukunft noch manche ungeklärte Frage lösen und Zusammenhänge aufdecken, die bis jetzt ungekannt sind oder bloß gefühlsmäßig vermutet werden.

I. Bestäubung durch den Wind

Die Bestäubung durch den Wind finden wir allgemein bei den Gymnospermen (auf Ausnahmen wird später hingewiesen werden), ferner ziemlich häufig bei den Monochlamydeen und unter den Monokotyledonen sehr allgemein bei den Familien der Glumiflorenreihe. Aber auch in zahlreichen andern angiospermen Familien tritt die Windblütigkeit bei ganzen Gattungen oder einzelnen Arten auf.

Entsprechend der einheitlichen Wirkungsweise des Windes findet sich bei windblütigen Pflanzen eine Bauart der Blüten, die durch gewisse Eigentümlichkeiten charakterisiert wird. Schauapparat, lebhafte Blütenfarben, Duft und Honigbildung fehlen; die Narben sind gewöhnlich verhältnismäßig groß, um dem vom Wind herbeigeführten Pollen eine möglichst große Auffangfläche entgegenzuhalten. Dabei

sind die Narben innerhalb der Einzelblüte oft in größerer Anzahl vorhanden, oft federig oder haarförmig ausgebildet, oft sind sie pinselförmig, oder aber die Oberflächenvergrößerung wird einfach durch breite, flächige Ausbreitung der Narben bewirkt.

So wie die Narben eine für die Windbestäubung besonders günstige Ausbildung zeigen, so finden wir auch die Pollenkörner für die Beförderung durch bewegte Luft entsprechend beschaffen. Allgemein besitzen die windblütigen Pflanzen mehligen Pollen, wobei die einzelnen Pollenkörner meist nicht aneinander haften. Da es immer einem Zufall unterliegt, daß bei dieser Art der Bestäubung Blütenstaub auf die Narben gelangt und daher viel Pollen nutzlos verweht wird, muß im Verhältnis zu den vorhandenen Fruchtknoten viel Pollen erzeugt werden. Das ist entweder dadurch verwirklicht, daß bei eingeschlechtlichen Blüten die Zahl der männlichen Blüten die des anderen Geschlechtes wesentlich übertrifft, oder daß eben Pollenkörner in besonders großer Menge erzeugt werden.

Der aus den Pollensäcken austretende Blütenstaub muß, um leicht vom Winde verweht werden zu können, diesem möglichst frei dargeboten werden. Die Einrichtungen, die in diesem Sinne gedeutet werden können, sind verschieden. Delpino unterscheidet danach bei den Angiospermen fünf Typen:

a) Amentiflorae; die Blüten (wenigstens die männlichen) stehen in kätzchenförmigen Blütenständen beisammen, die vom Winde leicht hin- und herbewegt werden (*Corylus*, *Betula*, *Carpinus*, *Alnus*, *Quercus*, *Juglans*, *Morus*, *Garrya*).

b) Peduliflorae; die einzelnen Blüten hängen, so daß der reife Blütenstaub aus den Antheren nach unten fällt und vom Winde leicht vertragen werden kann; auch sind die Blütenstiele verhältnismäßig lang, wodurch die Blüten leicht beweglich sind (*Cannabis*, *Celtis*, *Fagus*).

c) Longistamineae; die Staubgefäße besitzen lange, dünne, Filamente, an denen die Antheren leicht beweglich sitzen. Durch den leisesten Windhauch werden die Staubgefäße in pendelnde Bewegung versetzt (die meisten Cyperaceen und Gramineen). Nach den Untersuchungen von Ziegenspeck (1926) sind bei zahlreichen Gramineen nur bestimmte Teile (Amyloidfenster) der Narbe geeignet, die austreibenden Pollenschläuche eindringen zu lassen. Bei der Auskeimung der Pollenkörner tastet der Pollenschlauch erst

auf der Narbe herum, bis er ein solches Fenster erreicht; durch dieses dringt er dann ein.

d) Explodiflorae; im Knospenzustand der Blüte sind die Staubfäden eingekrümmt und elastisch gespannt. Beim Öffnen der Knospe schnellen sie los, und der Pollen wird in feinen Staubwölkchen aus den platzenden Antheren ausgeschleudert (*Urtica*, *Parietaria*, *Broussonetia*, *Pilea* u. a.). Hierher gehört auch der Fall von

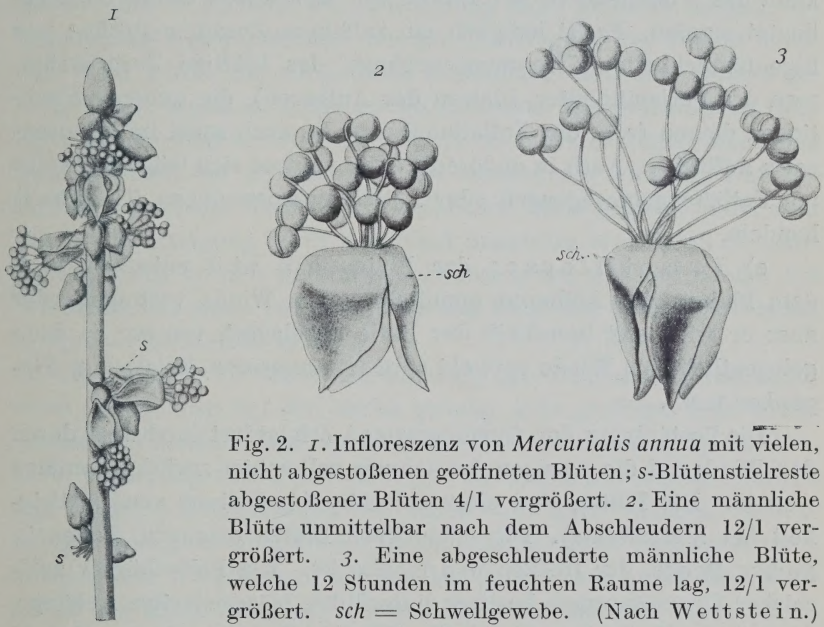


Fig. 2. *1.* Infloreszenz von *Mercurialis annua* mit vielen, nicht abgestoßenen geöffneten Blüten; *s*-Blütenstielreste abgestoßener Blüten 4/1 vergrößert. *2.* Eine männliche Blüte unmittelbar nach dem Abschleudern 12/1 vergrößert. *3.* Eine abgeschleuderte männliche Blüte, welche 12 Stunden im feuchten Raume lag, 12/1 vergrößert. *sch* = Schwellgewebe. (Nach Wettstein.)

Mercurialis annua, der von Wettstein (1916) untersucht wurde. Der ganze Mechanismus ist zwar anders gestaltet als bei den oben erwähnten Beispielen, er führt aber zum selben Ziele. Die Beobachtung zeigt, daß die männlichen Blüten als Ganzes mit ziemlicher Kraft abgeschleudert werden, wobei meist gleichzeitig die Antheren platzen und der Blütenstaub in einer kleinen gelben Wolke in die Luft ausgestoßen wird. Die männlichen Blüten sind anfangs fast sitzend; erst vor der Anthese verlängert sich der Blütenstiel. Sie stehen in cymösen Blütenständen und sind namentlich am Ende der Infloreszenzachse gehäuft. Die Einzelblüte hat 3 (seltener 4) Perianthblätter und 9 bis 21 Staubgefäße, deren Filamente ziemlich

lang sind. Zur Zeit des Öffnens des Perianths, bevor noch die Antheren platzen, zeigt sich an der Basis der Perianthblätter ein Wassergewebe, das ein kräftiges Zurückkrümmen derselben bewirkt (Fig. 2). Dabei finden die sich zurückbiegenden Perianthblätter an den umgebenden Knospen und Stengelteilen einen Widerstand, wodurch die Blüte längs eines Trennungsgewebes am Blütenstiel abgerissen und abgeschleudert wird. Als spezifische ökologische Anpassung kann das Abschleudern der Blüten von *Mercurialis annua* nicht gedeutet werden. Es ist lediglich ein zufälliges Zusammentreffen von Eigentümlichkeiten (Trennungsvorgänge, das kräftige Zurückkrümmen der Perianthblätter, Platzen der Antheren), die anderen Funktionen dienen (z. B. der Entfaltung) und die auch sonst im Pflanzenreich auftreten. Auch in anderen Fällen wird es sich möglicherweise um Entfaltungsbewegungen oder Entfaltungsspannungen (Goebel) handeln.

e) Immotiflorae; der Blütenstaub wird entweder nach dem Platzen der Antheren unmittelbar vom Winde vertragen oder aber er wird erst innerhalb der Blüte abgelagert, von wo er dann gelegentlich vom Winde verweht wird (*Potamogeton*, *Triglochin*, *Hippophae* u. a.).

Die Bestäubung der Gymnospermen erfolgt fast durchwegs durch den Wind; auf die wenigen Ausnahmen soll später zurückgekommen werden. Die Blüten sind eingeschlechtig (Andeutung von Zwittrigkeit bei *Welwitschia*). Die männlichen Blüten erzeugen Pollen in großer Menge, der trocken und mehlig ist. Die Pollenkörner zahlreicher Gymnospermen besitzen lufterfüllte, bläschenartige Anhänge, die mit der Verbreitung durch den Wind in Zusammenhang gebracht werden. Diese Deutung bedarf aber noch näherer Untersuchung. In den weiblichen Blüten wird der Pollen durch einen Flüssigkeitstropfen, den Bestäubungstropfen, aufgefangen, der zur Zeit der Empfängnisfähigkeit aus der Mikrophyle austritt und beim Eintrocknen das Pollenkorn in dieses hineinzieht.

Sehr beachtenswerte Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pollenbeschaffenheit und dem Fruchtknotenbau bei windblütigen Pflanzen wurden von Pohl (1929 a) geliefert. Wie schon früher erwähnt, ist der Pollen der windblütigen Pflanzen von mehliger Beschaffenheit und unterscheidet sich dadurch von dem Pollen jener Pflanzen, bei denen Tiere als Bestäubungs-

vermittler auftreten. In diesem Falle sind Klebstoffe vorhanden, welche die einzelnen Pollenkörner zu größeren Paketen vereinigen, es dabei aber gleichzeitig bewirken, daß der Blütenstaub nicht durch den Wind aus den Antheren verweht wird und ferner, daß der Pollen am Körper blütenbesuchender Tiere leicht haften bleibt. Durch die Tiere wird daher schon bei einer geringen Zahl von Blütenbesuchen eine größere Menge von Pollenkörnern übertragen und dadurch die Möglichkeit der Befruchtung einer größeren Anzahl von Samenanlagen gewährleistet. Bei der Übertragung des Pollens durch den Wind wird eine erfolgreiche Bestäubung dann am ehesten gesichert sein, wenn im umgebenden Luftraum die Pollenkörner möglichst gleichmäßig verteilt sind, was ja bei einer mehligen, trockenen Beschaffenheit der Pollenkörner am meisten der Fall ist. Daß ein Pollenkorn auf die Narbe einer weiblichen Blüte gelangt, hängt aber bei der Übertragung durch den Wind immerhin vom Zufall ab, ganz im Gegensatz zu den tierblütigen Pflanzen, bei welchen infolge der Wechselbeziehungen zwischen Tier und Blüte die Pollenübertragung mit großer Sicherheit erfolgt.

Es ist daher die Wahrscheinlichkeit, daß mehr als ein (oder einzelne) Pollenkorn auf die Narbe gelangt, eine geringe. Eine große Anzahl von Samenanlagen im Fruchtknoten hat demnach wenig Aussicht auf erfolgreiche Befruchtung. Bestäubungstechnisch würden also einzelne Fruchtknoten mit einer oder ganz wenigen Samenanlagen oder zahlreiche freie Fruchtknoten mit ganz wenigen Samenanlagen den Windblütlern am meisten entsprechen. Und tatsächlich erfüllt die Einrichtung der Fruchtknoten der meisten windblütigen Pflanzen diese Forderung. Bei verschiedenen Windblütlern, die mehrere Samenanlagen im Fruchtknoten enthalten (z. B. *Fraxinus*, *Fagaceae*, *Betulaceae* u. a.), ist gewöhnlich nur e i n e Samenanlage brauchbar (S o m m e r 1929). Bei *Populus* sind im Fruchtknoten viele Samenanlagen vorhanden; hier tritt aber, wahrscheinlich wegen ungenügender Bestäubung, häufig Parthenokarpie auf, und damit dürfte auch die geringe Zahl keimfähiger Samen im Zusammenhang stehen. Ähnlich dürften auch die Verhältnisse bei den *Datiscaceae* liegen, deren einheitliche Windblütigkeit aber nicht feststeht.

Eine scheinbare Ausnahme machen *Richea*, *Juncus*, *Luzula*, *Scheuchzeria* und die *Myrothamnaceae*, die mehrere Samenanlagen im Fruchtknoten besitzen. In diesen Fällen stäubt aber der Pollen

nicht in einzelnen Körnern, sondern in Pollenvierlingen[1]) (bei *Scheuchzeria* in Pollenzwillingen), wodurch, zumindest theoretisch, durch einen Vierling vier Samenanlagen bestäubt werden können. Der Fall von *Scheuchzeria*, die Zwillingspollen und im Fruchknoten zwei Samenanlagen hat, ist um so interessanter, als die übrigen, gleichfalls windblütigen Gattungen dieser Familie einfache Pollenkörner und in den Fruchtknoten nur eine Samenanlage besitzen.

Innerhalb jener Familien, bei denen tier- und windblütige Formen vorkommen, konnte Pohl vielfach zeigen, daß die Tierblütler fast stets eine große Zahl von Samenanlagen im Fruchtknoten bergen, die Windblütler dagegen eine ganz geringe Zahl, oft nur eine.

Pohl hat durch diese Untersuchungen[2]) über die Beziehungen zwischen der Pollenbeschaffenheit und dem Fruchtknotenbau wertvolle neue Gesichtspunkte für die Blütenbiologie geliefert und auch neue Wege für weitere Forschung gewiesen. Insbesonders fordert die Frage, ob bei der Windbestäubung tatsächlich nur einzelne Pollenkörner auf die Narben gelangen, nun auch eine Beantwortung durch direkte Beobachtung.

Auch die Untersuchungen über Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen (Pohl 1929 b) sind neuartig. Pohl ging dabei von folgender Überlegung aus. Wenn die windblütigen Pflanzen von tierblütigen, die ja gewöhnlich klebrigen Pollen besitzen, ableitbar sind, so ist es sehr wahrscheinlich, daß sich an dem mehligen Pollen der Windblütler auch noch geringe Reste von solchen Klebstoffen vorfinden. Vorhandene Flüssigkeitstropfen sieht man oft schon bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen an trocken untersuchten Pollenkörner in den Falten der Oberfläche. Auch hinterlassen Pollenkörner, die auf einen vollkommen reinen Objektträger ausgestreut werden, dort länger liegen bleiben und dann vorsichtig einzeln zur Seite geschoben werden, an ihrem früheren Platze fettige Flüssigkeitsspuren; auch zeigt das Haftenbleiben der Pollenkörner solcher Streupräparate bei Umkehren des Objektträgers und Be-

---

[1]) Pohl gebraucht den Ausdruck „Pollenvierling" an Stelle des bisher gebräuchlichen „Pollentetrade", um eine Verwechslung mit dem Ausdruck Tetrade als Stadium der Pollenentwicklung zu vermeiden. Dementsprechend nennt er den Verband von zwei Pollenkörnern „Zwillingspollen" oder „Pollenzwilling".

[2]) Siehe auch Porsch, Methodik der Blütenbiologie S. 484, Punkt 10!

klopfen desselben auf der Rückseite, daß die Körner durch Klebstoffe festgehalten werden. Vollkommen trockene Pollenkörner fallen bei dieser Behandlung größtenteils ab. Auch lassen sich viele fettartige Klebstoffe durch Sudan III nachweisen.

Mit diesen Methoden konnte Pohl feststellen, daß die untersuchten Pollenkörner verschiedener Koniferen keine Klebstoffe besitzen; ebenso fehlen sie den Pollenkörnern von *Betula*, *Corylus*, *Fagus*, *Populus*, *Juglans*, *Alnus*, *Humulus* und *Cannabis*. Dagegen konnten solche Kittstoffreste nachgewiesen werden bei Arten der Gattung *Ulmus*, ferner bei verschiedenen Gramineen und Cyperaceen. Zahlreiche windblütige Arten, bei denen die Verwandtschaft mit tierblütigen sehr deutlich ist, wie z. B. *Ricinus*, *Rumex*, *Artemisia*, *Plantago*, *Acer* u. a., zeigten auf der Oberfläche ihrer Pollenkörner gleichfalls derartige geringe Mengen von Kittstoffen.

Die Frage, ob die Wind- oder die Tierblütigkeit bei den Angiospermen eine niedrigere, primitivere Stufe im phylogenetischen Sinne einnimmt, ist wiederholt zur Erörterung gestanden. Die jeweilige Stellungnahme in dieser Frage hängt wohl vielfach mit den Ansichten zusammen, welche der beiden großen Familienreihen, die *Monochlamydeae* oder die *Polycarpicae*, an die Spitze des Angiospermensystems zu stellen sind. So führt Wettstein (1924, S. 519), der so wie andere bedeutende Phylogenetiker die Monochlamydeen an den Beginn des Systems der Angiospermen stellt, unter den Merkmalen, welche phylogenetisch tiefstehende Angiospermen charakterisieren, das „Vorherrschen der Anemogamie“ an. Aber auch die Ansicht, daß die *Polycarpicae* als die ursprünglichsten Angiospermen aufzufassen sind, wird von einer Reihe hervorragender Systematiker durch wichtige Argumente gestützt. In dieser Familienreihe herrscht Tierblütigkeit vor, und es ist verständlich, daß von den Vertretern dieser Ansicht, die Anemogamie als ursprüngliches Merkmal in Zweifel gezogen wird. Und so stellt Werth (1923) eine ganze Anzahl von Formenreihen auf, in denen er den Nachweis zu erbringen versucht, daß die Windblütler unter den Angiospermen als ein abgeleiteter Typus zu bewerten sind. Auch Pohl (1929 a) zieht aus seinen Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pollenbeschaffenheit und dem Fruchtknotenbau den Schluß, daß es sich da um Reduktionserscheinungen handle, und daß die Windblütler von tierblütigen Arten abzuleiten seien. Auch in seiner früher erwähnten Arbeit über

die Kittstoffreste an den Pollenkörnern kommt er zu diesem Schluß. Bei den Gymnospermen allerdings faßt er die Windblütigkeit als ursprünglich auf (Pohl 1929 b, S. 291). Nun ist es aber interessant, daß gerade bei jenen Monochlamydeen, welche von Wettstein an die Spitze des Angiospermensystems gestellt werden, an den Pollenkörnern ebenfalls keine Kittstoffreste gefunden wurden: *Betula papyraceae*, *B. pubescens*, *Corylus avellana*, *Fagus silvatica*, *Populus nigra*, *Juglans regia*, *Alnus cordata* (Pohl 1929 b, S. 292).

Es liegt also kein zwingender Grund vor, die Windblütigkeit unter allen Umständen als einen abgeleiteten Typus der Bestäubung aufzufassen. Ebensowenig erscheint es gerechtfertigt, die Windblütigkeit der Angiospermen stets als ursprüngliches Merkmal anzusprechen (sekundäre Windblütigkeit bei Gramineen und Cyperaceen). Auch kommt schon bei den Gymnospermen gelegentlich Bestäubung durch Insekten vor. Porsch (1910 a) wies die Entomophilie für *Ephedra campylopoda* nach. Hier sondern sowohl die rein weiblichen wie auch die zwittrigen Infloreszenzen im Höhepunkt der Anthese einen Tropfen ab, der wegen seines Zuckergehaltes von Insekten begierig aufgeleckt wird (Fig. 3). Unter den Besuchern der Blütenstände werden sieben verschiedene Hymenopteren und sechs Dipterenarten aufgezählt. Auch ist der Pollen dieser *Ephedra*-Art „deutlich klebrig" und heftet sich in kleinen Klümpchen am Insektenkörper fest.

Die hier auftretende Absonderung eines Flüssigkeitstropfens im Bereiche der Mikropylarregion ist bei den Gymnospermen kein Novum. Es ist der Bestäubungstropfen, der bei den Gymnospermen zur Zeit der Reife der Eizelle austritt und die sonst durch den Wind verbreiteten Pollenkörner auffängt und in die Pollenkammer leitet. Neu ist der Gehalt an Zucker in diesem Tropfen, wodurch er zum „Nektartropfen" für das bestäubende Insekt wird. Nachdem dieser Tropfen in gleicher Weise in den weiblichen Infloreszenzen wie in den zwittrigen auftritt, ist eine Pollenübertragung durch besuchende Insekten gewährleistet.

Auch bei *Gnetum* kommt möglicherweise Insektenbestäubung vor (Lotsy 1899).

Bei *Welwitschia* erfolgt Pollenübertragung durch eine Hemiptere, *Odontopus sexpunctulatus*. Ähnlich wie bei *Ephedra* enthält der Bestäubungstropfen, der aus der Mikrophyle austritt, Zucker. Die Se-

kretion beginnt nach Sonnenaufgang und dauert bis vor Sonnenuntergang (Pearson 1909, S. 343). Porsch (1916, S. 206) bezweifelt allerdings, daß *Odontopus* der Bestäuber von *Welwitschia* sei, und hält es für wahrscheinlicher, daß geflügelte Insekten, wie kleine Fliegen oder vielleicht auch Apiden die Pollenüberträger sind.

Aber nicht nur bei diesen phylogenetisch hochstehenden Gymnospermen wurde Insektenbesuch festgestellt. Bei Marloth (1913) finden sich Angaben über Beobachtungen von Pearson,

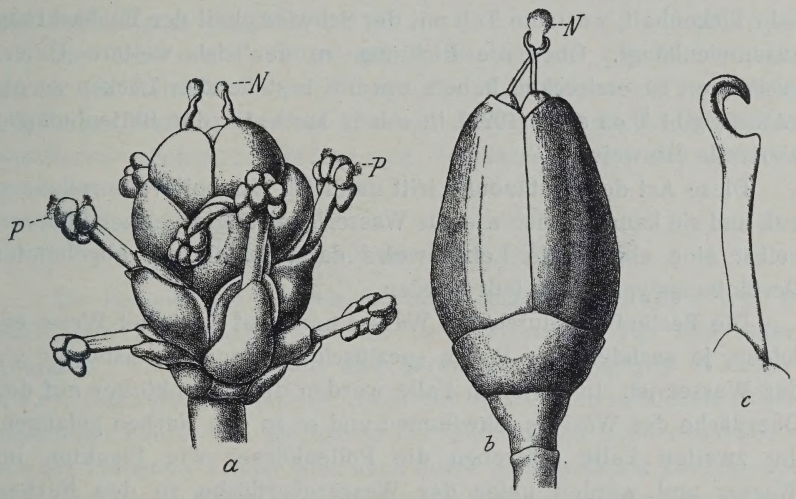


Fig. 3. *Ephedra campylopoda*. *a* Zwittrige Infloreszenz (8/1 vergrößert); *b* rein weibliche Inflorenszenz (8/1 vergrößert); *c* Integumentröhre von *b* (stärker vergrößert). *p* Pollenhäufchen, *N* Nektartropfen. (Nach Porsch.)

Rattray, Thunberg und Miss Pegler, aus denen einwandfrei hervorgeht, daß die Pollenübertragung bei *Encephalartos Altensteinii*, *E. villosus* und *E. caffer* durch verschiedene Rüsselkäfer besorgt wird.

Von einer Reihe sonst entomophiler Blüten wird angegeben, daß diese zwar zu Beginn der Anthese klebrigen Pollen besitzen, der durch Insekten übertragen wird, daß aber in älteren Blüten der Pollen trocken ist und dann durch den Wind verbreitet wird. Derartige Angaben finden sich für *Bartschia*, *Calluna vulgaris*, *Erica carnea* bei Kerner, für *Cyclamen* bei Hildebrand. Bei *Cyclamen* hat Troll (1928, S. 342) festgestellt, daß der Pollen, der im

frischen Zustand gelb und klebrig ist, nach ungefähr 24 Stunden weiß und mehlig wird. Diese Veränderung ist darauf zurückzuführen, daß die anfangs anhaftenden öligen Substanzen an der Luft schwinden.

II. Bestäubung durch das Wasser

Die Zahl jener Pflanzen, deren Blüten durch Vermittlung des Wassers bestäubt werden, ist verhältnismäßig gering. Trotzdem sind aber unsere Kenntnisse über die diesbezüglichen Vorgänge noch sehr lückenhaft, was zum Teil mit der Schwierigkeit der Beobachtung zusammenhängt. Über die Richtung, in der sich weitere Untersuchungen zu erstrecken haben, um die bestehenden Lücken zu ergänzen, gibt P o r s c h (1922) in seiner Methodik der Blütenbiologie wertvolle Hinweise.

Diese Art der Bestäubung tritt natürlich nur bei Wasserpflanzen auf, und sie kann, ebenso wie das Wasserleben angiospermer Pflanzen selbst eine abgeleitete Lebensweise darstellt, als ein abgeleiteter Bestäubungstypus aufgefaßt werden.

Die Bestäubung durch das Wasser kann auf zweierlei Weise erfolgen, je nachdem der Pollen spezifisch leichter oder schwerer als das Wasser ist. In ersterem Falle werden die Pollenkörner auf der Oberfläche des Wassers schwimmen und so zu den Narben gelangen. Im zweiten Falle schweben die Pollenkörner wie Plankton im Wasser und werden unter der Wasseroberfläche zu den Narben untergetauchter Blüten hintreiben. Beide Arten der Verbreitung des Pollens sind bei Wasserpflanzen verwirklicht, und sie werden weiter unten durch Beispiele veranschaulicht werden. Um die Schwimmbeziehungsweise Schwebefähigkeit des Pollens zu erhöhen, sind verschiedene Einrichtungen vorhanden, die tatsächlich als solche erkannt und auch beschrieben wurden.

Genau so wie bei der Windbestäubung ist auch bei der Pollenübertragung durch das Wasser das Hingelangen der Pollenkörner zur Narbe lediglich vom Zufall abhängig. P o h l (1929 a) vermutet daher, daß alle jene Reduktionserscheinungen in der Blüte, namentlich im Fruchtknotenbau, die er bei den Windblütlern feststellen konnte, auch bei den Wasserblütlern zu finden sein werden. Und tatsächlich haben die meisten dieser wasserblütigen Arten in ihrem Fruchtknoten nur eine einzige Samenanlage. Eine Ausnahme bildet

Halophila, die zahlreiche Samenanlagen in ihrem Fruchtknoten birgt. Hier treten aber die Pollenkörner nicht einzeln, sondern in Pollenvierlingen aus den Antheren; *Halophila* verhält sich also ähnlich wie *Luzula*, *Juncus* usw. unter den Windblütlern.

Bei jenen Wasserpflanzen, bei denen sich ganze männliche Blüten loslösen und als Ganzes zu den weiblichen Blüten hingeführt werden, wie z. B. bei *Vallisneria* und *Enalus*, findet sich diese Reduktion im Fruchtknotenbau nicht, da ja bei einem günstigen Zusammentreffen der Blüten verschiedenen Geschlechtes die Übertragung einer größeren Pollenmenge gesichert ist.

Die Zahl der Familien mit wasserblütigen Formen ist sehr gering; in Betracht kommen folgende: *Callitrichaceae* (?), *Ceratophyllaceae*, *Halorrhagidaceae* (?) unter den Dikotyledonen und *Hydrocharitaceae*, *Potamogetonaceae* und *Najadaceae unter den* Monokotyledonen.

1. Bestäubung auf der Wasseroberfläche

Als Beispiel sei *Ruppia maritima* angeführt. *Ruppia* lebt in Salz- oder Brackwasser und ist weit verbreitet. Sie lebt untergetaucht. Von den Blüten und deren Bestäubung gibt Graebner[1]) folgende Schilderung: „Aus der Achsel der seitlichen einzelstehenden Blätter der Sprosse in der Blütenregion können entweder wieder blühende Triebe oder auch kurze unentwickelte Laubsprosse hervorbrechen. Meist folgt nach vier Blättern wieder ein Blütenstand. Dieser ist eine zweiblütige Ähre, die beiden Blüten stehen ungleich hoch und alternieren mit den letzten dem Blütenstande vorausgehenden genäherten Blättern (Fig. 4). Jede Blüte hat nur zwei Staubblätter, von denen jedes aus zwei nierenförmigen Antherenhälften gebildet wird (Fig. 4 A). Das Konnektiv ist kurz, breit, fast dreieckig, schuppenförmig und liegt der Blütenstandsachse fest an ... Die Antherenhälften lösen sich nach dem Blühen meist leicht ab, vor der Blüte umgeben sie die meist in der Vierzahl (seltener bis zu zehn) vorhandenen Pistille, die in den Blüten noch sitzend und von eiförmig-zylindrischer Gestalt sind (Fig. 4 B) ... Die Narben sind sitzend, schildförmig oder vertieft. Die Bestäubung geht meist so vor

[1]) In Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas I/1, S. 507.

sich, daß die Ähren auf einem längeren oder kürzeren Stiel über die Wasseroberfläche emporgehoben werden. Die Staubbeutel besitzen Ölzellen, ähnlich wie die Blattspitzen, die vielleicht dazu dienen, die Gebilde spezifisch leichter zu machen oder eine starke Benetzung zu verhindern. Das Aufspringen der Antheren geht durch einen quer verlaufenden Spalt vor sich; die Klappen schlagen sich zurück und der nieren- bis fast wurstförmige, in der Mitte etwas knieförmig gebogene Pollen wird durch den Wind fortgeführt oder auch von den an der Wasseroberfläche liegenden Narben schwimmend aufgefangen. Die Pollenkörner sind von einer Intine und einer etwas warzi-

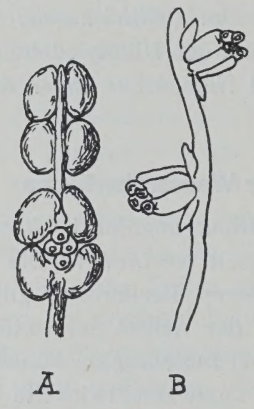


Fig. 4. *Ruppia maritima*. *A* Blütenstand im ersten, männlichen; *B* im zweiten, weiblichen Zustand. 7/1 vergrößert. (*A* nach Graebner, *B* nach Nees und Reichenbach.)

gen, eckig-netzigen Exine umgeben, welche sicher ein flacheres Schwimmen und leichteres Anhaften bewirkt. Die Angaben von Knuth, daß die Exine fehle, ist irrtümlich. Auf den salzigen Gewässern der Umgebung von Colberg beobachtete ich vielfach Fälle, wo entweder der Pollen die Wasserfläche bedeckte und sich um die gerade an der Wasseroberfläche befindlichen Blüten sammelte, oder ein Emportauchen der Blüten im fließenden Wasser gar nicht stattfand; bei den kurzstieligen Arten scheint auch im stehenden Wasser ein Emportauchen der Blüten nicht immer einzutreten. Ähnliche Beobachtungen machte Roze (1894, S. 467), der *Ruppia* in Gefäßen kultivierte. Der Pollen bedeckte die Wasseroberfläche wie Schwefelblüten, und die vertieften Narben beluden sich dicht damit; der Pollen zeigte sich dabei schwer benetzbar, schwamm deshalb flach auf dem Wasser und wurde vom Winde außerordentlich leicht bewegt. Es

scheint, als ob sich verschieden Formen verschieden verhielten; Roze (S. 472) meint z. B., daß *R. rostellata* mehr windblütig sei. Nach der Befruchtung werden die Blüten, sofern sie über dem Wasserspiegel waren, heruntergezogen."

Bei *Ruppia spiralis* sind die Blüten ausgesprochen protandrisch. Im männlichen Zustand sind die Blütenstände noch vollkommen untergetaucht. Nach dem Platzen der Antheren steigt der Pollen in Klumpen zur Oberfläche des Wassers empor, oder aber es trennen sich die Staubbeutel von den Filamenten, steigen zur Wasseroberfläche auf und entlassen hier den Pollen. Erst jetzt wachsen die Blütenstiele in die Länge und, sobald die Blüten die Oberfläche erreicht haben, entwickeln sich die papillösen Narben. Bei dieser Art beobachtete Graebner aber auch, daß die vollkommen intakt gebliebenen Blüten über das Wasser hinausragen, wobei dann gelegentlich Windbestäubung eintritt.

Wechsel zwischen Wind- und Wasserbestäubung erwähnt Graebner (S. 419) nach Raunkiär bei *Potamogeton densus*. Raunkiär beobachtete öfters große Mengen von Pollen dieser Art auf der Wasseroberfläche ausgebreitet und dabei auch Bestäubung der Narben.

Ähnlich werden nach Knuth (II/2, S. 381) die Blüten von *Callitriche autumnalis* (verwandte Arten sind insekten- oder windblütig) auf der Wasseroberfläche bestäubt. Der Pollen dieser Art besitzt keine Exine und ist ölhaltig, wodurch er im Wasser aufsteigt und auf diesem schwimmend die Narben erreicht.

Etwas anders spielt sich die Bestäubung bei *Vallisneria*, *Enalus* u. a. ab. *Vallisneria* ist zweihäusig. Die männlichen Blüten stehen in kolbenartigen Blütenständen beisammen, die von einer Spatha umgeben sind. Die Einzelblüte besteht aus drei äußeren Perigonblättern, drei inneren, sehr kleinen Perigonblättern und meist nur zwei Staubgefäßen.

Wenn die männlichen Blüten vollkommen entwickelt sind, reißt die Spatha auf und entläßt die Blüten, die sich vom Stiel losgelöst haben. Die Perigonblätter sind aber noch geschlossen. Durch die in ihnen eingeschlossene Luft steigen die Blüten im Wasser empor. Erst an der Wasseroberfläche öffnen sich die Blüten und, auf den äußeren Perigonblätternn schwimmend, gelangen sie als Ganzes zu den weiblichen Blüten (Fig. 5).

In der Spatha weiblicher Pflanzen sitzt stets nur eine einzige Blüte. Der Stiel der Spatha ist sehr lang und streckt sich bei Beginn der Blütezeit in die Länge, bis die Blüte über die Wasserfläche gehoben ist. Nach der Bestäubung dreht sich der Stiel spiralig ein und zieht die Blüte wieder unter Wasser.

Noch eigenartiger spielt sich die Bestäubung bei *Enalus acoroides* ab. Die Pflanze lebt untergetaucht an den tropischen Küsten des Indischen und westlichen Stillen Ozeans. Eingehend untersucht wurde sie von Svedelius (1904) auf Ceylon; sie bildet dort in einer Tiefe von 1 bis 1½ m größere submarine Wiesen. Ähnlich wie *Vallisneria* ist *Enalus* diözisch, und der männliche Blütenstand sowohl wie die weibliche Einzelblüte sind von einer Spatha eingeschlossen.

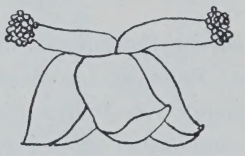
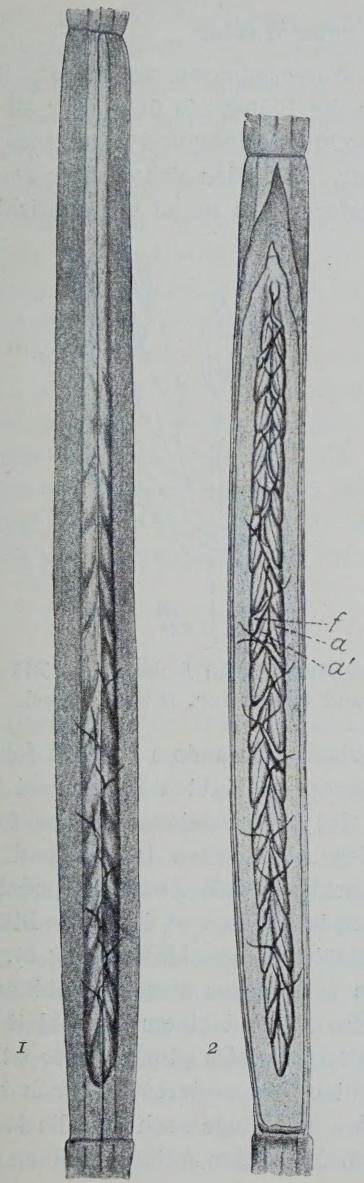


Fig. 5. *Vallisneria spiralis.* Geöffnete männliche Blüte, von der Seite gesehen. 40/1 (Nach Kirchner.)

Sobald die männlichen Blüten reif sind, öffnet sich bei tiefster Ebbe die Spatha an der Spitze und die männlichen Blüten, die sich von ihren Stielen losgelöst haben, steigen bis an die Oberfläche des Wassers auf. Hier erst öffnen sich die Perianthblätter und die Staubgefäße stehen aufrecht in der schwimmenden Blüte. Auch die weibliche Blüte erreicht nur bei tiefster Ebbe die Wasseroberfläche. Hier öffnen sich die Blätter der Spatha und die weibliche Blüte liegt horizontal mit geöffneten Petalen auf der schiffchenförmig ausgebreiteten Spatha. Die Narben der Blüte sind aber im unteren Teile des Perianths verborgen. Herankommende männliche Blüten bleiben an den Rändern der Petalen der weiblichen Blüte hängen. Steigt nun das Wasser bei eintretender Flut, so schließen sich die Petalen durch den Wasserdruck, und die männlichen Blüten sind gefangen. Die weiblichen Blüten kommen bei zunehmender Flut unter Wasser, und erst jetzt in den geschlossenen Blüten tritt die Bestäubung ein. So wie bei *Vallisneria* dreht sich auch bei *Enalus* nach der Befruchtung der Infloreszenzstiel spiralig ein und zieht die weibliche Blüte zum Meeresboden hinunter.

Bei *Enalus* gelangen also wohl die männlichen Blüten auf der Wasseroberfläche zur weiblichen Blüte, die eigentliche Bestäubung



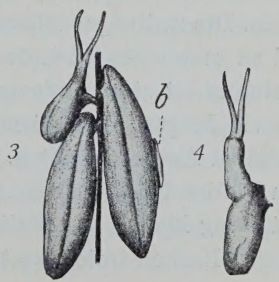


Fig. 6. *Zostera marina.*
1. Infloreszenz im Scheidenteil eines Laubblattes eingeschlossen;
2. Infloreszenz nach Entfernung des vorderen Teiles der Blattscheide,
f Fruchtknoten;
a und *a'* die beiden Antherenhälften eines Staubgefäßes;
3. Blüte,
b Perianthblatt;
4. Fruchtknoten.
1 und *2* etwas,
3 und *4* stärker vergrößert
(Nach Wettstein.)

erfolgt aber erst unter Wasser. In anderer Art vollzieht sich aber die Bestäubung unter Wasser bei den im folgenden zu besprechenden Pflanzen.

2. Bestäubung unter Wasser

Bei einer ganzen Anzahl von Wasserpflanzen, sowohl des Süßwassers wie des Meeres, gelangen die Blüten nie über oder an die Oberfläche des Wassers. Ihre ganze Entwicklung und daher auch die Bestäubung vollzieht sich im Wasser. Es finden sich deshalb gerade im Hinblick auf diese Bestäubungsform eine Reihe von Einrichtun-

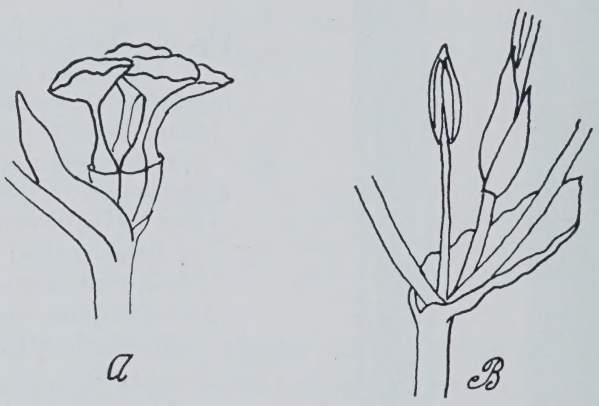


Fig. 7. *Zannichellia palustris*. *A* weibliche Blüte; *B* männliche Blüte. 15/1 vergrößert (*A* nach Nees und Graebner, *B* nach Nees),

gen, die bei Pflanzen, deren Bestäubung sich anders abspielt, fehlen. Als klassisches Beispiel einer submers bestäubten Pflanze sei hier *Zostera marina* aus der Familie der Potamogetonaceen angeführt. *Zostera* bildet an den Küsten des Atlantischen Ozeans und des Mittelmeeres auf sandigem oder schlammigem Boden ausgedehnte Wiesen. Die zwittrigen Blüten stehen in Ähren, und der ganze Blütenstand ist in den Scheiden der Laubblätter eingeschlossen (Fig. 6). Die Einzelblüte ist stark reduziert; sie besteht aus einem Fruchtknoten mit zwei langen, fadenförmigen Narben und einem Staubblatt mit getrennten Antherenhälften. Das Perianth fehlt gänzlich oder ist auf einen Blattrest beschränkt. Die Blüten sind proterogyn. Zur Zeit der Bestäubung klaffen die Blattscheiden der Länge nach und die fadenförmigen Narben treten weit hervor. Die reifen Antheren öffnen sich

mit einem Längsspalt und der gesamte Pollen tritt als eine weiße, flockige Masse aus und verteilt sich rasch im Meerwasser. Der Pollen ist sehr lang, dünn, fadenförmig, etwas spiralig gewunden und ohne Exine. Bei der Bestäubung legen sich die Pollenfäden um die Narbenäste und treiben Pollenschläuche, die in den an der Spitze offenen Griffelkanal eindringen.

Zannichelia palustris ist eine Potamogetonacee des Süßwassers, kommt aber auch im Brackwasser vor. Bei dieser Art, deren Bestäubungsvorgang noch nicht eingehender untersucht wurde, bilden die Narben oben weite Trichter, die zum Auffangen des Pollens besonders geeignet sind (Fig. 7 A). Die Pollenkörner sind anfangs kugelig und nehmen nach Kerner erst nach dem Austreten aus den Antheren ihre wurmförmige Gestalt an.

Wie die beiden erwähnten Beispiele, verhalten sich im wesentlichen auch die anderen Pflanzen, deren Blüten unter Wasser bestäubt werden. Die Einzelheiten, sowohl im Bau der Blüten, des Pollens und der Narben, sowie die Vorgänge bei der Bestäubung bedürfen allerdings bei allen noch weiterer Vertiefung. Was den Pollen anlangt, so ist er gewöhnlich langgestreckt, wurm- oder fadenförmig und meistens fehlt ihm die Exime.

III. Bestäubung durch Insekten

Die sichere Erkenntnis, daß zwischen Blumen und Insekten bestimmte Wechselbeziehungen bestehen, die für die Bestäubung der Blüten von größter Bedeutung sind, ist verhältnismäßig jung. Es finden sich allerdings bereits bei den Schriftstellern des Altertums Angaben, aus denen hervorgeht, daß den Griechen, Römern und orientalischen Völkern (Werth 1929) die Wichtigkeit des Insektenbesuches bei der Fruchtbildung der Feige nicht unbekannt war. So heißt es bei Theophrast (siehe Sprengel 1822, S. 128): „... daß diese Früchte eben so von Gallwespen besucht werden, als die Feigen, daß es zwey Arten solcher Insecten, eine geflügelte und eine ungeflügelte, gebe, daß die das Reifen befördern, und vielleicht auch zur Befruchtung beytragen, und daß ...“ Ähnliche Angaben betreffs der Feige finden sich auch bei Plinius (siehe Sillig 1852, S. 468) und Herodot (siehe Ravasini 1911, S. 29).

Diese wenigen Angaben sind aber in späterer Zeit, vor allem im Mittelalter bis in die Neuzeit gänzlich in Vergessenheit geraten. Im allgemeinen gilt Christian Konrad Sprengel als der Entdecker jener Wechselbeziehungen zwischen Insekt und Blume. Allein schon vor ihm hat Kölreuter eine ganze Anzahl diesbezüglicher Beobachtungen veröffentlicht, die klar zeigen, daß Kölreuter (1761, S. 21) die Notwendigkeit des Insektenbesuches für die Bestäubung zahlreicher Blumen voll erkannt hat. Es sei hier nur eine Stelle aus seiner ersten „Vorläufigen Nachricht" angeführt: „Das Bestäuben der Stigmata geschieht ferner 5) durch Insekten allein: Das einige bisher bekannte Beyspiel ist der Feigenbaum; es haben aber einige Naturkundiger hiebey viele, und vielleicht ungegründete Zweifel geäussert. Ich habe keine Gelegenheit, hierüber Untersuchungen anzustellen. Wenn es aber eine unleugbare Erfahrung ist, daß der Saame der weiblichen Feigenbäume, die keine männliche zu Nachbaren haben, auch in demjenigen Lande unfruchtbar ist, in welchem er sonst, wenn diese ihnen zur Nachbarschaft gegeben sind, fruchtbar zu seyn pflegt, und bey dem Baue der Feigen selbst eine andere Art der Bestäubung fast unmöglich scheint: so sehe ich nicht ein, warum ich jene nicht für höchst wahrscheinlich halten sollte. Ist es denn etwas so gar seltenes, wenn sich die Natur, zur Erhaltung gewisser Creaturen, anderer, die mit ihnen gar keine Ähnlichkeit haben, bedient? Die Erfahrung hat mich eben dieses, was man schon längst von dem Feigenbaume behauptet hat, bey vielen andern, und zum Theil sehr gemeinen, Pflanzen gelehrt. Bey allen Kürbsengeschlechtern (Cucurbitaceae,) bey allen Schwerdtellilien (Irides,) und bey nicht wenigen Pflanzen aus der Malvenordnung (Maluaceae,) geschieht die Bestäubung der weiblichen Blumen und Stigmate allein durch Insekten. Ich erstaunte, als ich diese Entdeckung an einer von diesen Pflanzen zum erstenmal gemacht hatte, und sahe, daß die Natur eine so wichtige Sache, als die Fortpflanzung ist, einem bloßen Ungefähr, einem glücklichen Zufalle, überlassen hat. Mein Erstaunen verwandelte sich aber bey fortgesetzten Beobachtungen nach und nach in eine Bewunderung eines, dem ersten Ansehen nach zufälligen, aber in der That allersichersten Mittels, dessen sich hier der weise Schöpfer bey der Fortpflanzung bedienet." ... „Ihr notdürftiger Unterhalt, kleine Tröpfchen eines süßen Saftes, sind in dem Grunde dieser Blumen versteckt. Es kostet ihnen einige Mühe und Arbeit,

ihn zu sammlen: und bey diesen ihren mannigfaltigen Bewegungen geschieht es eben, daß sie den Saamenstaub, den sie mit den Haaren ihres Körpers, an denen er sich leichtlich anhängt, in großer Menge aufgefangen, an den Stigmaten wieder abstreifen. Dieser ihre mit unzähligen Wärzchen, Röhren oder Stacheln besetzte und mit ölichter Feuchtigkeit überzogene Fläche macht, daß er an ihnen eher, als an andern Theilen der Blume, kleben bleibt."

Die angeführte Stelle allein beweist schon klar, daß Kölreuter die Wichtigkeit des Insektenbesuches für die Blüten vollauf erkannt hat.

In dem berühmt gewordenen Buch von Sprengel (1793), „Das entdeckte Geheimnis der Natur" finden sich diese ersten Anfänge blütenbiologischer Betrachtungen wesentlich vertieft und an einer großen Anzahl von Blüten durchgeführt. Sprengel erkennt auch in der Farbe und dem Duft der Blüte die Anlockungsmittel, welche die Insekten zu den Blüten führen. Er folgert dies allerdings nicht aus hierüber angestellten Versuchen, sondern lediglich gefühlsmäßig aus der Tatsache, daß Insektenblumen eine lebhaft gefärbte Blumenkrone und vielfach auch Duft zeigen. Diese Erkenntnis blieb auch weiterhin unbestritten, und erst in jüngster Zeit wurden eingehende Versuche über Farben- und Geruchssinn der Insekten angestellt, um einwandfrei festzustellen, welche Farben und wie sie von den Insekten gesehen werden und weiterhin, ob diese durch die Farbe oder durch den Geruch zu den Blüten gelockt werden.

Die zwei wichtigsten Fragen, welche die Blütenbiologie bei den Insektenblumen zu beantworten hat, sind:

1. Wodurch werden die Insekten zu den Blüten geführt? und
2. Was wird den Tieren in den Blüten geboten, daß diese ihnen begehrenswert erscheinen?

1. Wirkung von Farbe und Duft der Blüten

Was die erste Frage anlangt, so gilt es festzustellen, ob die herrschende Meinung, daß Farbe und Duft der Blüten die Insekten anlocken, den Tatsachen entspricht, und ob sie auch auf große Entfernung wirksam sind. Ohne auf ältere Versuche in dieser Richtung einzugehen, sei gleich auf die neuesten und wichtigsten Untersuchungen verwiesen. Um die Wirkung der Blütenfarben auf die

Insekten untersuchen zu können, war es vorerst notwendig zu entscheiden, ob die Insekten überhaupt Farben erkennen. Und gerade hinsichtlich des Farbensinnes der Insekten traten sich zwei scharf getrennte Ansichten gegenüber, über die der Kampf durch Jahre mit großer Heftigkeit geführt wurde. Hess (1914 a und b, 1916, 1918) kam auf Grund seiner Versuche mit Bienen zu dem Ergebnis, daß diese sich wie vollkommen oder nahezu vollkommen farbenblinde Menschen verhielten, d. h. daß sie keine Farben sehen, sondern lediglich Helligkeitsunterschiede. Die von v. Frisch (1914) und Knoll (1926) mit großer Genauigkeit und unter Beachtung aller Fehlerquellen angestellten Versuchsreihen zeitigten das Ergebnis, daß die Biene die Farben ebenso sieht wie ein rot-grünblinder Mensch. Der scharfe Gegensatz, der in diesen beiden Ansichten bestand, brachte auf beiden Seiten immer neue Gegeneinwände, wodurch der ganze Fragenkomplex von den verschiedensten Seiten beleuchtet und experimentell untersucht wurde. Das endgültige Ergebnis brachte den vollständigen Sieg der Anschauung von v. Frisch und Knoll. Auf die Art der Versuchsanstellung wird noch im Abschnitt über das Experiment näher eingegangen werden.

Die bisher angestellten experimentellen Untersuchungen über die Fernwirkung der Blumen auf Insekten beziehen sich nur auf einige Gruppen derselben und da wieder nur auf einige Arten. Die Ergebnisse lassen aber Schlüsse auf verwandte Arten zu; auch geben die angestellten Versuche eine Grundlage in bezug auf die Fragestellung und die Versuchsanordnung für weitere diesbezügliche Untersuchungen in anderen Gruppen der Insekten.

a) *Diptera* (Zweiflügler)

Aus der Ordnung der Dipteren ist zweifellos die Familie der Wollschweber oder Hummelfliegen (*Bombylidae*) in bezug auf ihr Verhalten den Blumen gegenüber durch die exakten Versuche von Knoll (1926) am eingehendsten untersucht. Im Bau der Mundwerkzeuge zeigt die Gattung *Bombylius* in hohem Maße die Eignung, Blüten erfolgreich auszubeuten und gehört zu den tüchtigsten Blütenbesuchern unter den Dipteren. Nach der ganzen Art der Lebensweise ist aber der Wollschweber nicht für jene Fütterungs- und Farbendressurversuche geeignet, wie sie v. Frisch und Knoll mit Honigbienen angestellt haben. Es mußten daher das Verhalten des

Wollschwebers in der natürlichen Umwelt beobachtet und daraus die Schlüsse für seine Einstellung den Blüten gegenüber gezogen werden. In erster Linie wurde *Bombylius fuliginosus* als Versuchstier gewählt und sein Verhalten beim Besuch der Blüten von *Muscari racemosum* studiert. Der Blütenstand dieser *Muscari*-Art trägt meist 25 bis 30 Blüten, die eng beisammen stehen. Die im oberen Teil der Infloreszenz stehenden Blüten sind steril und honiglos, während die unteren zwittrig und fertil sind und Honig absondern. Die fertilen Blüten besitzen außerdem einen kräftigen Muskatduft, der den sterilen Blüten fehlt. Die unfruchtbaren Blüten haben ein dünnes, lichtdurchlässiges Perigon von hell blauvioletter, manchmal rötlicher Färbung. Diese Blüten bleiben entweder ganz geschlossen oder öffnen sich nur mit einem kleinen, unregelmäßigen Loche. Ihre Stellung an der Blütenstandachse ist ganz regellos.

Die fertilen Blüten hängen, und ihr Perigon ist dick und fast undurchsichtig. Der nach unten gerichtete Eingang der Blüte ist von sechs, nach außen umgeschlagenen, kurzen Perigonlappen von sehr blaß blauer, beinahe weißlicher Färbung umgeben. Das übrige Perigon zeigt eine dunkel pflaumenblaue Farbe und besitzt einen feinen Wachsüberzug. Nach dem Verblühen wird die Färbung dieser Blüten schwarzbraun.

Der stärkste Blütenbesuch durch *Bombylius fuliginosus* fällt in die Stunden des Vormittags, während am Nachmittag ein allmähliches Nachlassen festzustellen ist. Standen reichlich blühende *Muscari*-Pflanzen zur Verfügung, so zeigte sich, daß der Wollschweber zielsicher von einem Blütenstande zum andern flog und der Reihe nach die Honigblüten ausbeutete. Die Frage, die nun zu entscheiden war, war festzustellen, ob *Bombylius* durch eine optische (durch die Farbe) oder durch eine chemische (durch den Duft) Fernwirkung der Blüten zum Blütenbesuch veranlaßt wird. Die Beantwortung dieser Frage erfolgt am einfachsten dadurch, daß man einen der beiden in Betracht kommenden Faktoren in seiner Wirkung ausschaltet. In der freien Natur wird bei Luftströmung der Duft nach einer bestimmten Richtung weiterbewegt und kann daher nur dann wahrgenommen werden, wenn ein Insekt dem Winde entgegenfliegt. Die Beobachtungen haben aber gezeigt, daß Tiere auch aus anderen Richtungen in fast geradem Fluge die Blumen finden. Schon aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß zum Auffinden der Blüten die

Wirkung des Duftes überflüssig ist. Die Tatsache, daß die Fernwirkung der Blüten eine optische ist, wurde aber auch noch dadurch erhärtet, daß beim Auslegen farbiger Papierstücke, *Bombylius* unter diesen nur die blauen ud violetten anflog, dagegen anders gefärbte, ferner graue oder schwarze unbeachtet ließ. Dabei spielte die Form und Größe der ausgelegten Papiere keine Rolle.

Wurden die Blütenstände von *Muscari* mit oben geschlossenen Glasröhrchen vollkommen überdeckt (Fig. 56), so konnte der Duft wohl unten aus dem Glasröhrchen entweichen. Derart vorbereitete Blütenstände wurden von *Bombylius* ebenfalls angeflogen, aber nur in der Weise, daß er in der Höhe der Honigblüten die Glasröhrchen berührte; nie versuchten die Tiere von unten her, wo der Duft ausströmte, in die Glasröhrchen einzudringen.

Wurde in ein Glasröhrchen eine gelbe Celloidinfolie (photographischer Gelbfilter) eingelegt, so erschien das Blauviolett der *Muscari*-Blüte für das menschliche Auge grau mit einem schwachen orangefarbigen Ton. Derartige Versuchsblütenstände blieben von *Bombylius* unbeachtet; sie übten weder eine optische noch eine chemische Wirkung aus.

Um nun zu entscheiden, ob *Bombylius* tatsächlich Farben und nicht bloß Helligkeitswerte sieht, stellte Knoll Versuche nach den von v. Frisch bei Bienen angewandten Methoden an. Es wurden einerseits graue Papiere (6 × 6 cm) verschiedener Helligkeitswerte und dazwischen ein blauviolettes Papierquadrat auf einer Tafel angeordnet. Eine andere Versuchsanstellung wurde mit Glasröhrchen durchgeführt, die innen mit grauen Papieren und eines mit einem blauvioletten Papier ausgekleidet waren. Diese beiden Versuche wurden auf dem Versuchsplatz zwischen den *Muscari*-Blütenständen aufgestellt. Es fanden zwischen den Anflügen auf die *Muscari*-Blumen wiederholte Anflüge auf das blauviolette Papier und auf das mit diesem Papier ausgekleidete Glasröhrchen statt. Nie aber wurden die grauen Papiere angeflogen, auch nicht die, deren photometrisch ermittelte Helligkeit dem blauvioletten Papier entsprach. Mit diesen Versuchen war eindeutig erwiesen, daß *Bombylius* ein Farbenunterscheidungsvermögen besitzt, „wobei die Unterscheidung dann nicht auf Grund der farblosen Helligkeit, sondern durch eine besondere Wirkung von Lichtern bestimmter Wellenlängen ermöglicht wird".

Weitere Versuche Knolls dienten zur Klärung der Fragen, ob die sterilen Blüten beim Besuch der Blütentraube von *Muscari* von Bedeutung sind und ferner, wie der Eingang zur Honigblüte gefunden wird. Die Versuche ergaben, daß zwar die sterilen Blüten ebenso angeflogen werden wie die fertilen, daß aber auch Blütenstände, bei denen der sterile Blütenschopf entfernt war, geregelt besucht werden. Dagegen machten die Tiere nie Saugversuche an sterilen Blüten. Nur an solchen Blüten werden Saugversuche angestellt, die den deutlichen Muskatgeruch (Honigblüten!) ausströmen. In zweiter Linie dürfte aber auch noch der weiße Rand um den Eingang der Honigblüten ein Mittel zum Finden des Zuganges zum Honig bilden. Die Nahwirkung der *Muscari*-Blüten ist also sowohl eine chemische wie eine optische.

Während der Hauptblütezeit von *Muscari racemosum* zeigte *Bombylius* eine deutliche natürliche Bindung an blaue, purpurne und weiße Blüten, d. h. er flog wohl andere Blumen mit blauer, purpurner und weißer Blütenfarbe gelegentlich an, mied aber alle gelben Blumen, wie z. B. die intensiv gelben und stark duftenden Blütenstände von *Euphorbia helioscopia*.

Andere Dipteren, die eingehender untersucht wurden, wodurch sie an die Blüten herangelockt werden, sind jene Fliegen, die sonst auf faulenden organischen Stoffen oder auf Säugetierkot vorkommen und die allgemein als Aasfliegen bezeichnet werden. Diese Fliegen treten auch als Bestäubungsvermittler auf und besuchen vor allem solche Blumen, deren Duft wir als „Aasgeruch" zu bezeichnen pflegen (*Aristolochia*-Arten, *Stapelia*-Arten, *Rafflesia*, *Arum*-Arten und zahlreiche andere). Da viele dieser Blüten recht ansehnliche Größe besitzen und auffallende Färbung zeigen, so liegt die Frage vor, ob die Anlockung der Fliegen durch den Aasgeruch oder durch die Farben erfolgt. Es wird ja auch vielfach behauptet, daß die oft braunrote Färbung dieser Blumen an die Farbe faulenden Fleisches erinnere und daher anlockend auf die Fliegen wirke. Beobachtungen und Versuche, die diesbezüglich an den Blüten von *Aristolochia grandiflora* angestellt wurden (Cammerloher 1923 c, S. 190—194), liefern Anhaltspunkte für die Beantwortung der aufgeworfenen Frage. Das Anfliegen der Tiere an die Blüten erfolgt fast nie auf direktem Wege. Es ist vielmehr ein allmähliches Herantappen. Meist gelangen die

Fliegen erst auf irgendein Laubblatt, von dem sie bald wieder auffliegen, um sich näher der Blüte neuerdings niederzulassen. Dies wiederholt sich so lange, bis sie schließlich auf die Blüte selbst gelangen. Schon dieses Herankommen mit Unterbrechungen an die Blüten läßt die Ansicht aufkommen, daß die Fliegen nicht durch ihren Gesichtssinn, sondern durch den Geruchssinn geleitet werden. Gefestigt wurde diese Auffassung noch durch Versuche, bei denen Blüten mit grünen oder grauen Papierhüllen derart umgeben wurden, daß zwar nichts von ihnen zu sehen war, wohl aber der Duft ungehindert sich ausbreiten konnte, und die von Fliegen auch aufgefunden wurden. Abgeschnittene stinkende Blüten wurden im Laboratorium unter Glasglocken ans Fenster gestellt; Fliegen, die in der Nähe waren, flogen die Blüten nicht an, trotzdem dieselben durch ihre Größe und Farbe sehr auffallend waren. Wurden aber die Glasglocken abgenommen, wodurch sich der Geruch wieder frei ausbreiten konnte, näherten sich sofort die Tiere den Blüten. Offenstehende Blüten im männlichen Zustand, die keinen Aasgeruch mehr ausströmen, wurden von den Fliegen nicht beachtet.

Das Ergebnis der Untersuchungen an *Aristolochia* zeigt, daß Fliegen lediglich durch ihren Geruchssinn zu den Blüten geleitet werden, und daß die Färbung der Blüten ohne Bedeutung ist.

Zu dem gleichen Schluß ist auch Knoll (1926) auf Grund seiner sehr ausgedehnten und gründlichen Versuche an *Arum nigrum* gekommen. Er sagt (S. 480): „1. Die Anlockung der Insekten, welche die Bestäubung durchführen, geschieht nur durch den Duft der Keule (chemische Fernwirkung). 2. Die dunkle Farbe der Spatha und auch die Farbe der Keule von *Arum nigrum* sind an der Fernwirkung des Blütenstandes auf die Besucher nicht beteiligt ... 4. Die optische Beschaffenheit der Spatha kann nur insoweit ökologisch in Betracht kommen, als sehr helle und sehr dunkle Spathen sich optisch besser von der Umgebung abheben und dadurch die vom Duft angelockten Insekten eher dazu veranlassen, sich auf der Spatha niederzusetzen und allenfalls gefangen zu werden".

Schmucker (1930), der die großen Blütenstände von *Dracunculus creticus* blütenökologisch untersucht hat, stimmt im wesentlichen hinsichtlich der Fernanlockung der Insekten durch den Geruch Knoll zu, führt aber an, daß gelegentlich auch eine „passive Zufuhr von Bestäubern durch den Wind" stattfindet.

b) *Hymenoptera* (Hautflügler)

Unter den Hymenopteren ist hinsichtlich der Wirkungsweise von Farbe und Duft der Blüten weitaus am eingehendsten und erfolgreichsten die Honigbiene untersucht. Die experimentellen Untersuchungen von v. Frisch (1914) haben ergeben, daß die Honigbiene einen Farbensinn besitzt, der weitgehende Übereinstimmung mit dem eines rot-grünblinden Menschen zeigt; aus den Versuchen ließ sich auch nachweisen, daß der Honigbiene ein Formensinn zukommt, der für die Ausnutzung der Saftmale an den Blütenblättern von Bedeutung ist. Die Honigbiene besitzt aber nach den Untersuchungen von v. Frisch (1919) auch einen Geruchssinn, der aber nicht wesentlich schärfer ist, als der des Menschen.

Die Untersuchungen von Knoll (1926), die in erster Linie klarzulegen versuchen, wie weit die Ergebnisse von v. Frisch mit den Verhältnissen im freien Gelände übereinstimmen, haben gezeigt, daß die Bienen durch die Farbe der Blüten aus der Ferne angelockt werden (optische Fernwirkung) und daß der Blütenduft erst in der Nähe sie zum Besuch einer bestimmten Blütenart veranlaßt (chemische Nahwirkung).

Bei länger dauernder Einwirkung bestimmter Farben oder bestimmter Düfte entstehen bei der Honigbiene optische und chemische Bindungen, die sich in der Farbenstetigkeit und Duftstetigkeit äußern und die zusammen eine Artstetigkeit beim Besuch der Blüten bewirken.

Von Wespen wurde bisher nur *Vespa saxonica* untersucht. Die diesbezüglichen Versuche von Armbruster (1922) haben aber kein eindeutiges Ergebnis gezeitigt, doch sprechen sie dafür, daß auch die Wespen mit Hilfe ihres Gesichtssinns die Blüten aus der Ferne wahrnehmen.

Eine der jüngsten Untersuchungen (Kugler, 1930) betrifft das Verhalten der Hummeln den Blüten gegenüber. Die Hummeln gehören mit zu den wichtigsten und tüchtigsten Bestäubern unserer einheimischen Flora, und da sich unter ihnen Formen mit verhältnismäßig langen Rüsseln finden, sind sie vor allem für Blüten mit tief geborgenem Honig bei der Bestäubung ausschlaggebend. Die Untersuchungen wurden auf exakt experimenteller Grundlage aufgebaut, und sie bezogen sich auf folgende Arten: *Bombus hortorum*, *B. agrorum*, *B. silvarum*, *B. confusus*, *B. lapidarius*, *B. terrestris*.

Die Prüfungsversuche mit Hering schen Farbenpapieren haben gezeigt, daß das Farbenunterscheidungsvermögen ein sehr feines ist. Bemerkenswert ist vor allem, daß die Hummeln auch Rot von anderen Farben- und Graupapieren zu unterscheiden imstande sind. Bei der Fernanlockung spielt der Blütenduft keine Rolle; sie ist eine rein optische.

c) *Lepidoptera* (Schmetterlinge)

Die von Kühn und Ilse (1925) angestellten Versuche mit Tagfaltern (*Gonepteryx rhamni*, *Pieris brassicae*, *Argynnis paphia*, *Vanessa io*) haben das Vorhandensein eines instinktiven Farbensinnes dieser Falter ergeben. *Argynnis*, *Pieris* und *Gonepteryx* unterscheiden auch Rot unter den verschiedenen grauen Tönen der Grautafel, ersterer allerdings nur in geringem Maße, die beiden letzteren ausgesprochener. *Argynnis* und *Vanessa* bevorzugen vor allem Purpurtöne und unterscheiden diese auch von Rot und Blau. Grüne und blaugrüne Töne werden ebensowenig wie Grau beachtet. Die Versuche wurden lediglich mit farbigen Papieren (Hering) angestellt. Damit ist allein das Vorhandensein eines feinen Farbenunterscheidungsvermögens festgestellt. Versuche in der freien Natur und insbesonders Versuche hinsichtlich der Wirkung der Blumendüfte stehen noch aus.

Von den Schwärmern wurde stets angenommen, daß es vor allem der Duft der Blüten sei, der auf sie anlockend wirkt. Es sind daher die sehr eingehenden und umfangreichen Untersuchungen Knolls (1926) an *Macroglossum stellatarum*, einem Tagschwärmer, und deren Ergebnisse von ganz besonderer Bedeutung. *Macroglossum* findet die Blüten auf Grund seines ausgesprochenen Farbensehens. Ähnlich wie bei der Honigbiene kommen beim Taubenschwanz vor allem zwei Farbengruppen in Betracht; nämlich die Blaugruppe und die Gelbgruppe. Außerdem spielen noch die Helligkeit und die Sättigung der Farben eine besondere Rolle. Werden durch längere Zeit hindurch besondere Nahrungsquellen beflogen, so bildet sich eine Bindung an bestimmte Blüten aus. Tritt eine Bindung an besonders dunkle Objekte ein, dann werden auch rote Objekte angeflogen, was dafür spricht, daß Rot und Schwarz gleich gesehen werden. Alle Versuche, die darauf abzielten, einen Anhaltspunkt zu finden, ob die herrschende Meinung, daß der Blütenduft fernanlockend

wirkt, berechtigt ist, zeitigten durchwegs ein negatives Ergebnis. Die Fernanlockung bei *Macroglossum* erfolgt lediglich auf optischem Wege.

Knolls Versuche mit *Charaxes jasius*, einem Falter aus der Familie *Nymphalidae*, ergaben ein ganz anderes Ergebnis. Die Fernanlockung bei diesem Falter erfolgt nur mit chemischen Mitteln, und auch die Art des Anfluges an die Objekte ist hierfür typisch. Der Anflug erfolgt nie auf geradem Wege, sondern in mehr oder weniger abseitigen Zickzackflügen. Die Versuche, mit Hilfe farbiger Papiere, diesen Falter an die Futterblumen zu locken, versagten vollständig, woraus aber noch nicht der Mangel eines Farbenunterscheidungsvermögens gefolgert werden darf. Jedenfalls haben wir in *Charaxes* ein Beispiel eines Schmetterlings, bei dem die Fernanlockung nicht auf optischem, sondern nur auf chemischem Wege, also durch den Duft, erfolgt.

Deilephila livornica, ein in der frühen Abenddämmerung fliegender Schwärmer, verhält sich im wesentlichen so wie *Macroglossum*. Er vermag nicht nur gewisse Farben, sondern auch Farbentöne zu unterscheiden. Die Blüten findet er wohl ausschließlich mit optischen Mitteln; der Blütenduft spielt, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle (Knoll 1925 und 1927). Unter den nächsten Verwandten in dieser Gattung scheint *Deilephila elpenor*, der mittlere Weinschwärmer, imstande zu sein, sowohl durch die Blütenfarbe wie durch den Blütenduft seine Nahrungsquellen zu finden. Jedenfalls vermag er, aufgestrichene, duftende Flüssigkeiten, von denen keinerlei optische Wirkung ausgeht, mit Sicherheit aufzufinden (Knoll 1925).

Der bei weit vorgeschrittener Dunkelheit fliegende Windenschwärmer, *Protoparce convolvuli*, hat einen sehr feinen Farbensinn. Er findet nicht allein die in der Dunkelheit deutlich sichtbaren weißen Blüten, sondern sogar künstliche Blüten von blauvioletter Farbe, die für das menschliche Auge kaum oder nicht mehr wahrnehmbar sind. Damit ist auch die herrschende Ansicht, daß Abendschwärmerblumen stets eine helle Farbe zeigen müssen, widerlegt. Eine anlockende Wirkung des Blütenduftes auf den Windenschwärmer konnte nicht nachgewiesen werden (Knoll 1927). Diese Beispiele aus der Ordnung der Lepidopteren können genügen. Das Feld für weitere Untersuchungen ist noch sehr groß. Festgestellt ist, daß eine Anzahl von Schmetterlingen, darunter auch in den Abendstunden

fliegende, lediglich durch ihren Farbensinn die Blüten finden, andere dagegen durch ihren Geruchsinn zu den Futterblumen geführt werden.

d) *Coleoptera* (Käfer)

Über die Fernwirkung der Blumen auf Käfer sind die Angaben recht dürftig. Nur jene Käfer, die gewöhnlich auf faulenden Pflanzenteilen oder auf Säugetierkot und Dünger vorkommen und die auch an nach Aas stinkenden Blüten anzutreffen sind, sind etwas eingehender von Knoll (1926) untersucht. Bei allen diesen Formen spielt die Farbe der Blüte keine Rolle. Die Fernanlockung erfolgt allein durch den Duft der Blüten. Knoll hält es aber nicht für ausgeschlossen, daß bei andern blütenbesuchenden Käfern eine Fernanlockung durch die Blütenfarben in Betracht kommen kann. Weitere, eingehende Untersuchungen in dieser Hinsicht sind daher sehr wünschenswert.

e) Andere Insektengruppen

Bei anderen Insektengruppen, deren Vertreter gelegentlich als Blütenbesucher beobachtet werden, wissen wir noch sehr wenig darüber, wie die Blüten auf sie wirken. Die meisten dieser Besucher können wohl überhaupt nicht als Blütenbestäuber gelten. Durch ihre Besuche kann zwar gelegentlich eine Bestäubung vermittelt werden, wenn sie beim Herumkriechen in den Blumen die Geschlechtsorgane derselben streifen und dadurch Blütenstaub auf die Narben übertragen. Von diesen gelegentlichen Bestäubern wären vor allem die Ameisen zu nennen, über deren Sinnesleben wir noch am besten unterrichtet sind. Die große Vorliebe der Ameisen für Süßigkeiten ist hinlänglich bekannt. Sie sind daher an allen extrafloralen Nektarien anzutreffen, aber auch innerhalb der Blüte ausgeschiedener Honig wird von ihnen, soweit er ihnen zugänglich ist, aufgesucht und ausgebeutet. Namentlich in den Tropen kann man diesbezügliche Beobachtungen in ausgedehntem Maße machen. Ganz kleine Zuckerstückchen, die im Zimmer zufällig auf den Boden fallen, werden in kürzester Zeit von Ameisen gefunden und verzehrt. Daß in diesen Fällen der Geruchsinn die Tiere leitet, ist sehr wahrscheinlich, und in der umfangreichen Literatur über Ameisen findet man dafür die Bestätigung.

Diese Eigenschaft der Ameisen verwendet Knoll (1926, S. 16)

bei blütenbiologischen Experimenten dazu, „Ameisen als Kundschafter" zur Feststellung geringer Nektarmengen zu verwenden.

Die Ameisen haben aber auch die Vorliebe, alle möglichen Hohlräume zum Nestbau auzunutzen, was man ebenfalls vor allem in den Tropen zu beobachten die Gelegenheit hat. So findet man sie auch in den oft großen, bauchigen Hochblättern der Blütenstände von Zingiberaceen wie z. B. *Costus*, *Alpinia* u. a. In den Blüten von *Aristolochia arborea* sind ganz regelmäßig Ameisen zu finden, welche die Eingänge in den Kessel mit Erdteilchen bis auf einen kleinen Zugang verstopfen und die Blüten als Wohnungen benutzen (Cammerloher 1923a, S. 387).

Häufig sind in Blüten Vertreter der Familie der *Thripsidae* anzutreffen. Daß diese als gelegentliche Bestäuber in Betracht kommen können, ist sehr wahrscheinlich. Über Wirkung von Duft und Farbe der Blüten auf diese Insekten ist nichts bekannt.

2. Nektar und Nektarersatzmittel

Die zweite eingangs aufgeworfene wichtige Frage in der Blütenbiologie ist die, warum die Insekten überhaupt die Blüten besuchen. Was wird ihnen in den Blüten geboten, daß ihnen diese begehrenswert werden? In erster Linie sind es verschiedene Nahrungsmittel, welche die Insekten in den Blüten finden. In Ausnahmsfällen handelt es sich aber auch um Stoffe, welche die Insekten beim Nestbau verwenden. In ganz vereinzelten Fällen unterliegen aber die Insekten auch Täuschungen. Sie geraten in Fallen, in denen ihnen gar nichts geboten wird, und unter Umständen erfolgt daraus oft der Tod ihrer gesamten Nachkommenschaft.

Zu den wichtigsten Nahrungsmitteln, welche die Insekten in den Blüten finden, gehört der Nektar. Schon Kölreuter (1761) hat bei der Mistel und auch bei anderen Blüten festgestellt, daß die in ihnen ausgeschiedenen süßen Flüssigkeitstropfen den besuchenden Insekten als Nahrung dienen. Und auf Grund der Untersuchungen von Sprengel (1793) bestand hierüber kein Zweifel mehr. Der Nektar bietet nicht nur Nahrung dem besuchenden Insekt selbst, sondern er wird auch eingesammelt und für die heranwachsende Brut heimgetragen (Bienen!).

Die Honigabsonderung erfolgt an den verschiedensten Stellen in den Blüten, und sämtliche Blütenorgane können als Ganzes oder zum Teil die Funktion eines Nektariums übernehmen. Eine Übersicht über die Nektarienbildung gibt Porsch (1913). Diese Arbeit von Porsch ist deshalb von besonderem Interesse, weil darin gezeigt wird, daß der morphologische Bau des Blütennektariums ein phylogenetisch brauchbares Merkmal darstellt. Eine besondere Form des Nektariums ist das Septalnektarium (Fig. 8), wie es vor allem in den

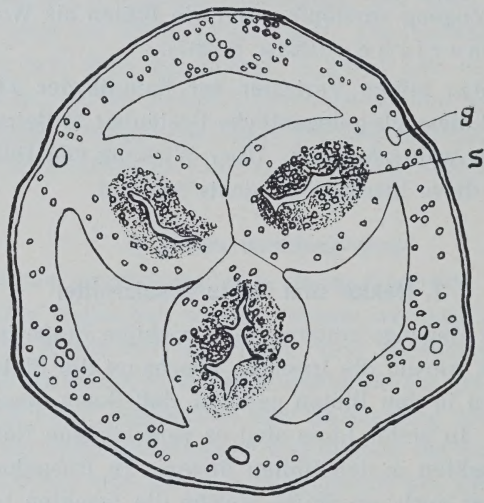


Fig. 8. *Antholyza bicolor*. Querschnitt durch die obere, sezernierende Region eines dreifächerigen Fruchtknotens. *g* Gefäßbündel, *s* Septalnektarium; das plasmareiche Gewebe um die Septalnektarien punktiert. (Nach Porsch.)

Fruchtknoten zahlreicher Monokotyledonen auftritt (Schniewind-Thies 1897).

Einer Erwähnung bedürfen auch die Nektardrüsen, die rings um das Cyathium zahlreicher *Euphorbia*-Arten stehen. Sie sind Organe sui generis und stehen nicht innerhalb von Blüten. Da die Cyathien bei *Euphorbia* aber blütenbiologisch als Blumen wirken, so haben sie die Funktion von Blütennektarien (Fig. 9). Oft sind diese Drüsen auch noch lebhaft gefärbt und wirken daher gleichzeitig als Schauapparat.

Gewöhnlich ist das Nektar absondernde Gewebe an Schnitten durch das Nektarium leicht zu erkennen. Die Zellen sind meist sehr plasmareich und die Zellen des umgebenden Gewebes enthalten oft viel Stärke. Die Art, wie der Nektar nach außen tritt, ist ganz verschieden. Bei einer Reihe von Nektarien diffundiert der Honig einfach durch die Zellmembran nach außen. In diesen Fällen fehlt oft jegliche Kutikularisierung der Außenmembran. Bei Nektardrüsen, bei denen aber eine dickere Kutikula vorhanden ist, tritt der

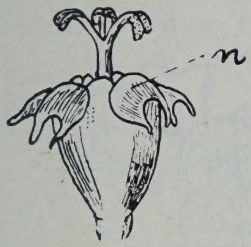


Fig. 9. Cyathium von *Euphorbia virgata*. *n* Nektardrüsen. (Nach C. Schroeter.)

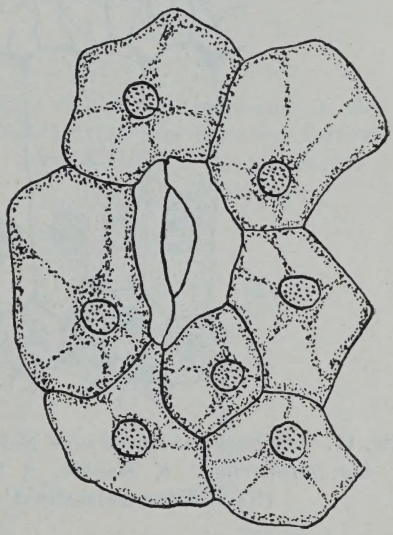


Fig. 10. Flächenschnitt vom Nektarium des Kürbis (*Cucurbita pepo*) mit Saftventil. (Nach Schoenichen.)

Nektar durch Stomata oder durch in Saftspalten umgewandelte Stomata an die Oberfläche (Fig. 10). Bei manchen Drüsen, die mit einer sehr dünnen Kutikula überzogen sind, kann der Nektar bis zu dieser durch die Zelluloseschichten durch Diffusion vordringen und tritt dann nach Zerreißung der Kutikula aus. Auch kommt es oft zu einer Verschleimung der unter der Kutikula liegenden Zelluloseschicht, worauf ebenfalls unter Zerreißung der ersteren der Nektar nach außen gelangt.

Durch mühevolle Untersuchungen und unter Anwendung verschiedener Färbemethoden gelang es Frau Nieuwenhuis-von Uexküll-Güldenband (1914) bei einigen Nektardrüsen von

Euphorbiaceen, dann bei den extrafloralen Nektarien von *Helicteres hirsuta* und *Spathodea campanulata* nachzuweisen, daß durch die Außenmembran und die Kutikularschichten feine Porenkanäle ziehen, durch die der Nektar austritt (Fig. 11). Dieser Befund legte die Vermutung nahe, daß es auch gelingen wird, bei genauer Untersuchung der Blütennektarien derartige Sekretionskanäle zu entdecken.

In jüngster Zeit wurde von L. Müller (1929 a) an den Nektarien von *Grevillea Preissii* eine bisher unbekannte Art der Nektarentleerung

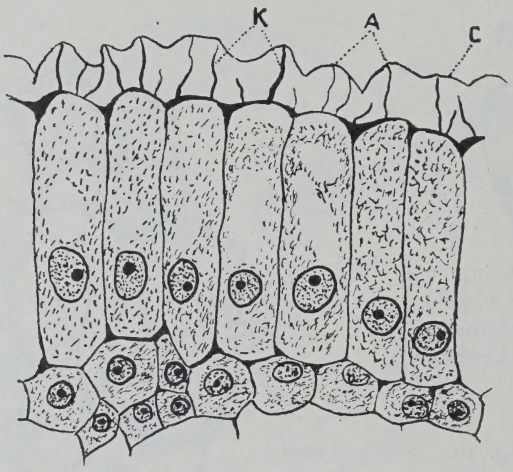


Fig. 11. Längsschnitt durch eine Nektardrüse des Cyathiums von *Euphorbia pulcherrima*. *K* Kanäle, *A* Mündung derselben, *C* Kutikula. (Nach Nieuwenhuis-Uexküll-Güldenband.)

aufgedeckt. Die Nektardrüse dieser *Grevillea*-Art besitzt Epidermislücken, welche die Mündungen von feinen Kanälen darstellen, in die sich die Kutikula hineinzieht und die mit dem Gewebe der Drüse in Verbindung stehen und als Austrittspforten des Nektars fungieren (Fig. 12). Auch diese Art der Nektarentleerung dürfte sicherlich nicht vereinzelt dastehen und bei weiterer Beschäftigung mit diesem Gegenstand noch bei anderen Nektarien aufgefunden werden.

Bemerkenswert sind auch die Nektardrüsen, die bei *Sambucus javanica* auftreten. Auch hier handelt es sich um Nektarien, die außerhalb der Blüte liegen, aber bei der Bestäubung der Blüten von Belang sind. Sie kommen vor allem in den Achseln der Blütenstandsachsen

zweiter Ordnung vor und auch an den letzten Verzweigungen des schirmförmigen Blütenstandes. Ihre Stellung entspricht ganz der der Einzelblüten und morphologisch dürfte es sich auch um umgewan-

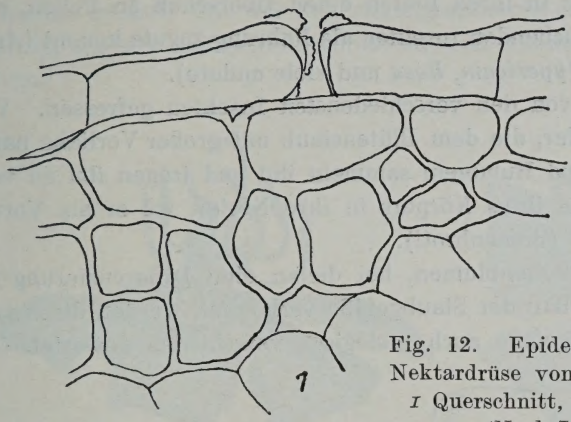
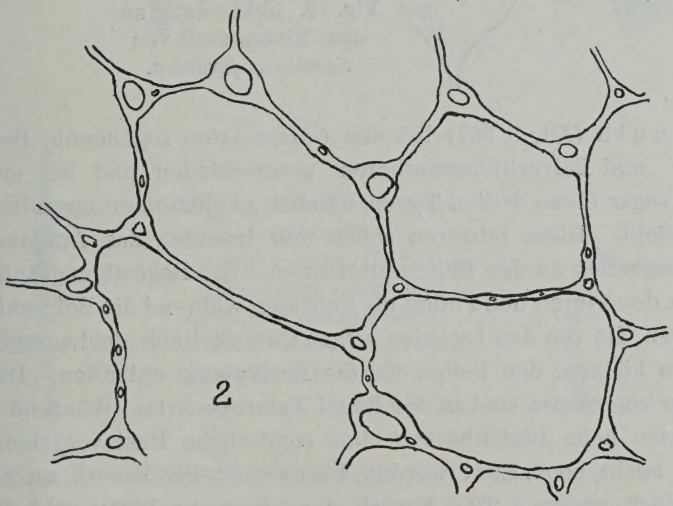


Fig. 12. Epidermislücken in der Nektardrüse von *Grevillea Preissii*. *1* Querschnitt, *2* Flächenschnitt. (Nach L. Müller.)



delte Blüten handeln (Fig. 13). Ich selbst habe an diesen Nektarien nur Ameisen beobachtet, die beim Herumkriechen allerdings auch in die offenen Blüten gelangen und dabei wohl Blütenstaub übertragen können. Forbes (1886, Bd. 1, S. 242) beobachtete Schmetterlinge als Bestäuber dieser *Sambucus*-Art und *Eumenes*-Arten (Faltenwespen) saugend an diesen Nektardrüsen.

Das zweite, sehr wichtige Nahrungsmittel, das die Insekten in den Blüten finden, ist der Pollen. Zahlreichen Blüten, die von Insekten besucht und bestäubt werden, fehlt jede Nektarausscheidung; sie erzeugen aber in ihren Blüten einen Überschuß an Pollen, der zum Teil den besuchenden Insekten als Nahrung zugute kommt (*Anemone*, *Papaver*, *Hypericum*, *Rosa* und viele andere).

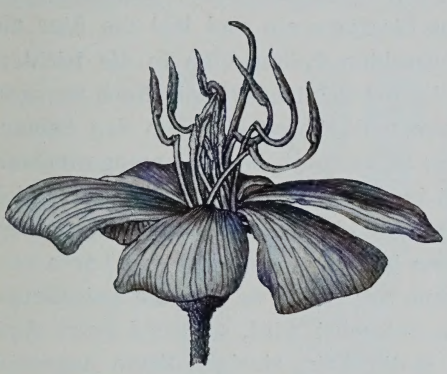
Pollen wird von den verschiedensten Insekten gefressen. Vor allem sind es Käfer, die dem Blütenstaub mit großer Vorliebe nachstellen, Bienen und Hummeln sammeln ihn und tragen ihn an verschiedenen Stellen ihres Körpers in ihre Nester, wo er als Vorrat aufgestapelt wird (Bienenbrot!).

Bei einigen Pollenblumen, bei denen eine Differenzierung im morphologischen Bau der Staubgefäße vorkommt, werden diese verschiedenen Staubgefäße auch biologisch verschieden gewertet. So

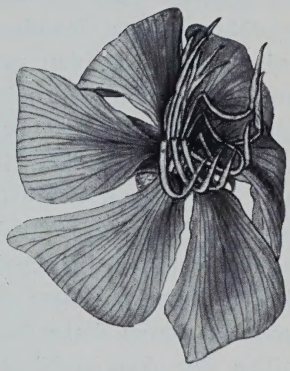
Fig. 13. Nektardrüse aus dem Blütenstand von *Sambucus javanica*.

hat Knuth (*3*/1, S. 367) bei den *Cassia*-Arten sogenannte Beköstigungs- und Befruchtungsantheren unterschieden und bei einigen Arten sogar einen dritten Typus, nämlich „Anklammerungsantheren", festgestellt. Diese letzteren sollen den Insekten das Anklammern und Festhalten an den Blüten erleichtern. Die Beköstigungsantheren liefern den Tieren den Pollen als Nahrung, während die Befruchtungsantheren, die von den Insekten wegen ihrer Stellung nicht ausgebeutet werden können, den Pollen für die Bestäubung enthalten. Die Bestäuber von *Cassia* sind in der Regel *Xylocopa*-Arten. Während diese ansonsten beim Blütenbesuch ohne sonderliche Hast vorgehen und daher leicht beobachtet werden können, ist ihr Besuch an *Cassia* wesentlich anders. Der Besuch der einzelnen Blüte geht außerordentlich rasch vor sich. Sie stürzen sich förmlich auf die Blüten, um sofort wieder abzufliegen. Eine genaue Beobachtung ihrer Tätigkeit an den Blüten ist daher gänzlich ausgeschlossen; vor allem ist es schwer zu sagen, ob die verschieden ausgebildeten Staubblätter tatsächlich von *Xylocopa* so ausgenutzt werden, wie es der Deutung von Knuth entsprechen würde.

Auch bei *Melastoma*-Arten sind verschieden geformte Staubgefäße bekannt, die als Befruchtungs- und Beköstigungsantheren gedeutet werden (Fig. 14). Hier sind auch die Pollenkörner verschieden gebaut. Die der Beköstigungsantheren sind groß und dreihörnig, die der Befruchtungsantheren sind kleiner und von ovaler Form.



1



2

3

4

Fig. 14. *Melastoma malabathricum.*
1 und *2* offene Blüten,
3 Beköstigungsanthere,
4 Befruchtungsanthere.
1 und *2* natürliche Größe,
3 und *4* 2/1 vergrößert.

Einer der interessantesten Fälle von Auswertung des Pollens als Nahrung bei gleichzeitiger erfolgreicher Bestäubung der besuchten Blüten ist die Wechselbeziehung, die zwischen den Blüten verschiedener in Nordamerika heimischer *Yucca*-Arten und einer Motte, *Pronuba yuccasella*, besteht. Die diesbezüglichen Kenntnisse verdanken wir den Untersuchungen und Beobachtungen von Trelease, die im folgenden kurz nach Knuth (*1*, S. 125) wiedergegeben werden. Die Weibchen dieser Motte kommen zu den nur

nachts geöffneten Blüten, „nicht um den Pollen zu fressen, sondern fortzutragen, um ihrer Brut die nötige Nahrung zu bringen. Um dieses Forttragen des Pollens möglich zu machen, ist das erste Glied der Kiefertaster sehr verlängert und zusammenrollbar, wodurch die Yuccamotte den Pollen zu einem Ballen vereinigen kann, den sie unter dem Kopfe festhält und nach einer anderen Blüte überträgt. Hier hält sich das Weibchen auf zwei Staubfäden fest, führt die Legeröhre in das Gewebe des Stempels ein und legt die Eier ab. Alsdann stopft sie den mitgebrachten Pollenballen in die trichterförmige Narbe hinein, so daß die Befruchtung erfolgt. Nach wenigen Tagen kriechen die Larven aus und nähren sich von den Samenknospen, von denen jede 18 bis 20 verzehrt, bis sie herangewachsen sind. Die Verpuppung erfolgt in der Erde, nachdem die Larve sich durch die Wand des Fruchtknotens hindurchgefressen und sich an einem Spinnfaden herabgelassen hat. Die nicht von der Larve verzehrten Samen gelangen alsdann zur Reife, so daß die betreffende *Yucca*-Art durch diese Samen vermehrt wird, während beim Ausbleiben der dazu gehörigen Motte kein einziger Same angesetzt wird."

Ein weiteres, in der Literatur angegebenes Nahrungsmittel für blütenbesuchende Insekten sind morphologische Bildungen, die unter dem Namen Pollenimitation zusammengefaßt werden. Die erste Erwähnung einer solchen Einrichtung macht Janse (1886) bei zwei tropischen Orchideen, bei *Maxillaria Lehmannii* und *M. venusta*. Auf dem Mittelteil des Labellums von *M. Lehmannii* befindet sich eine dicke Schicht einer gelben, körnigen Masse, die sich leicht abwischen läßt. Die Ähnlichkeit dieser Masse mit Pollenkörnern ist so groß, daß Janse anfangs der Meinung war, eine Orchidee vor sich zu haben, die anstatt der Pollinien freie Pollenkörner besitzt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß es sich um einzelne eiförmige Zellen handelt, die als Zerfallsprodukte von Haaren herrühren, die den mittleren Teil des Labellums dicht überziehen (Fig. 15). Weiter ergab sich ein Reichtum an Stärkekörnern in den einzelnen Zellen. Da diese Orchideenart keinen Nektar besitzt und dieser imitierte Pollen derart in der Blüte lokalisiert ist, daß ein Insekt, das diesen falschen Pollen sammeln oder fressen würde, mit dem Gynostemium in Berührung kommen müßte und eine Bestäubung vollziehen könnte, sieht Janse in dieser Bildung ein

Lockmittel für Insekten. Seiner Meinung nach müßte es sich um Bienen oder ähnliche Insekten handeln; Schmetterlinge kämen nicht in Betracht. Eine unmittelbare Beobachtung des Einsammelns dieses falschen Pollens durch Insekten in der Heimat der *Maxillaria* ist ausständig.

Eine ähnliche Einrichtung hat Fritz Müller bei Arten der Orchideengattung *Polystachya* entdeckt und für eine vermutliche

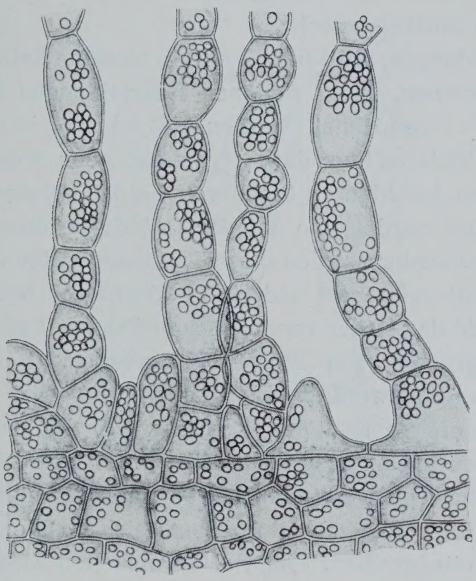


Fig. 15. Querschnitt durch das Labellum von *Maxillaria Lehmannii* mit den Basalteilen der Haare. (Nach Janse.)

Lockspeise der besuchenden Insekten gehalten (H. Müller 1873, S. 86). Bei *Eria monostachya* und *E. paniculata* beschreibt v. Beck (1914) Pollennachahmung. Auch er ist der Meinung, daß dieser Scheinpollen, nachdem die beiden Orchideen honiglos sind, den besuchenden Insekten, „wahrscheinlich pollenfressenden Käfern", als Nahrung dienen dürfte.

Bei *Rondeletia strigosa*, einer Rubiacee, hat Penzig (siehe Porsch 1908, S. 348) in der Kronröhre einen weißen mehligen Belag gefunden, den er erst für Blütenstaub gehalten hat. Die Zellen dieser gelben oder gelblichweißen Masse sind sehr plasma- und

stärkereich und sind losgelöste Einzelzellen vielzelliger Haare. Auch in diesem Fall soll es sich um eine Insektenlockspeise handeln.

Wie man sieht, zeigen alle bisher bekannten Fälle von Pollenimitation eine solche Ähnlichkeit mit Blütenstaub, daß das menschliche Auge dadurch getäuscht wurde. Wie weit die Annahme berechtigt ist, daß auch pollenfressende Insekten dadurch getäuscht werden, müßte erst durch unmittelbare Beobachtung erwiesen werden. Solche Beobachtungen am natürlichen Standorte der erwähnten Pflanzen fehlen vorläufig noch.

Die Haarbildungen, die durch Zerfall in einzelne Zellen die Pollenimitation verursachen, leiten zu jenen Haarbildungen über, die als Futterhaare bezeichnet werden. Wettstein (1904, S. 30) beobachtete in Südbrasilien, daß in verschiedenen *Maxillaria*-Arten den besuchenden Insekten an Stelle von Nektar Trichome als Lockspeise dargeboten werden, die auf der Unterlippe dieser Orchideen auftreten. Eingehender wurden diese Trichome später von Porsch (1905 und 1906 a) untersucht und als „Futterhaare" bezeichnet.

Aus der Zahl der bisher beschriebenen Fälle soll als Beispiel der Bau der Futterhaare von *Maxillaria rufescens* (Porsch 1905, S. 168 ff.) geschildert werden. Das Labellum besitzt eine in der Mittellinie verlaufende samtige Längsschwiele, die aus Tausenden von Einzelhaaren zusammengesetzt ist. Die Haare sind einzellig, keulenförmig oder schlauchförmig, meist gerade, seltener schwach gekrümmt (Fig. 16). Sie sind sehr plasmareich und enthalten zahlreiche kleine Fettkügelchen. Im voll entwickelten Zustand sind die Haare, wie chemische Reaktionen ergeben haben, vollgepfropft mit Eiweiß und Fett, dagegen enthalten sie weder Stärke noch Zucker. Von besonderem Interesse ist der Bau der Membran. Der obere Teil, der die Nährstoffe einschließt, ist „so auffallend dünnwandig, daß sich die Membran bloß bei sehr starken Vergrößerungen überhaupt erst doppelt konturiert erweist". Sie besteht aus reiner Zellulose. Der Basalteil der Haare zeigt eine sehr stark verdickte und stark kutinisierte Membran. An der Übergangsstelle von der dünnen zur verdickten Membran brechen die Haare sehr leicht ab, wodurch sie von fressenden Insekten mühelos abgerissen werden können.

Die Futterhaare anderer untersuchter Orchideen zeigen im Bau gewisse Abweichungen. Überall finden sich aber Einrichtungen, die das Abreißen der Haare erleichtern, und ein nährstoffreicher Zell-

inhalt. Außer bei einigen Orchideen — der bei uns einheimische Frauenschuh, *Cypripedium calceolus*, besitzt ebenfalls Futterhaare, die von Insekten abgeweidet werden — sind auch in den Blüten von Vertretern anderer Familien Futterhaare nachgewiesen worden. Die bisher bekannten Fälle hat Porsch (1905 und 1906 a) in seinen Arbeiten zusammengestellt.

Einen Sonderfall der Futterhaare bilden die Zuckerhaare, bei denen die Haarzellen reich an Zucker sind. H. Müller (1873,

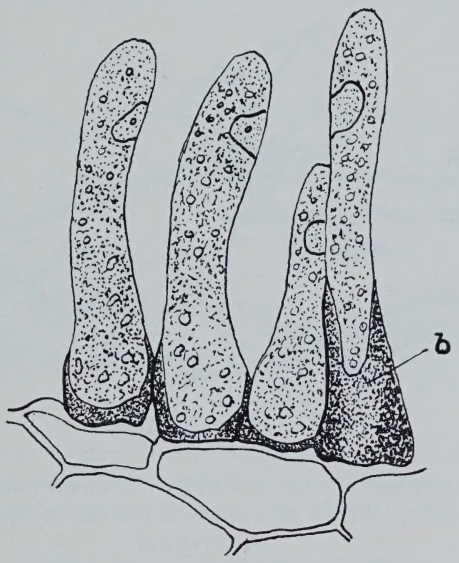


Fig. 16. Futterhaare von *Maxillaria rufescens*. *b* basale Membranverdickungen. (Nach Porsch.)

S. 277) erwähnt, daß in den Blüten von *Verbascum nigrum* den Insekten außer geringen Mengen von Honig, eine größere Menge von Blütenstaub und außerdem die keulig verdickten Haare als Anlockungsmittel dargeboten werden.

Zuckerhaare wurden auch in den Blüten von *Sterculia javanica* und *St. laevis* nachgewiesen (Cammerloher 1923 b, S. 147). Sie befinden sich an der Innenseite der Kronlappen und treten hier zwischen langen, einzelligen Haaren auf (Fig. 17). Sie sind mehrzellig, keulen- oder birnförmig, sitzen, vor allem im Blütengrund von *St. javanica*, dicht beisammen und bilden einen Ring um den Fuß

der Staubblattsäule. Die keulenförmigen Haare sind außerordentlich plasmareich; ihre Zellwände sind dünn. Vor allem die Zellwände im Innern der Haare sind so dünn, daß man sie an lebenden Haaren auch im Mikroskop kaum erkennen kann. Die mikrochemische Reaktion ergab großen Zuckerreichtum in diesen Haaren. Da die Blüten honiglos sind, ist wohl anzunehmen, daß diese Haare besuchenden Insekten als Nahrung dienen. Direkte Beobachtungen diesbezüglich sind nicht gemacht worden. Wohl befanden sich in

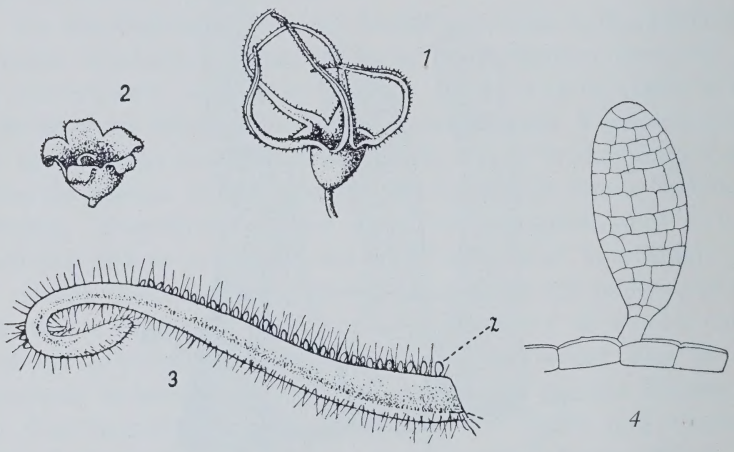


Fig. 17. *1* Blüte von *Sterculia laevis*, *2* Blüte von *St. javanica*, *3* Längsschnitt durch ein Kronblatt von *St. javanica*, *z* Zuckerhaare, *4* Zuckerhaar von *St. javanica*.

den Blüten zahlreiche Larven von Wanzen, die mit ihrem Rüssel sowohl das Gewebe der Blumenkrone als auch die Zuckerhaare anbohrten. Sie dürften aber wohl kaum die eigentlichen Bestäuber dieser *Sterculia*-Blüten sein.

F u t t e r g e w e b e sind einheitliche Gewebekomplexe in der Blüte, die auf Grund ihrer histologischen und chemischen Beschaffenheit als Lockspeise für Insekten geeignet sind. Sie sind gewöhnlich als Warzen, Höcker, Schwielen, Buckel oder Schuppen ausgebildet. Futtergewebe wurden bei einer Reihe von Orchideen beschrieben und, daß sie tatsächlich den Insekten als gesuchte Nahrung dienen, ist durch eine Anzahl unmittelbarer Beobachtungen erwiesen. P o r s c h (1908, S. 355 ff.) hat in seiner Arbeit die bis dahin bekann-

ten Fälle zusammengetragen und durch eigene Untersuchungen ergänzt. Die Futtergewebe enthalten in ihren Zellen große Mengen an Nährstoffen, wie Eiweiß, Fett und Zucker. Das Eiweiß tritt dabei oft in verschiedener Gestalt auf, und zwar in Form verschieden großer Körnchen und außerdem als dicker homogener Wandbelag (*Maxillaria nana*, Fig. 18).

Bei *Vanilla planifolia* und einigen anderen *Vanilla*-Arten beschreibt v. Beck (1912) ein Futtergewebe auf der Innenseite des Labellums, das aus quergestellten gefransten Schuppen besteht. Die

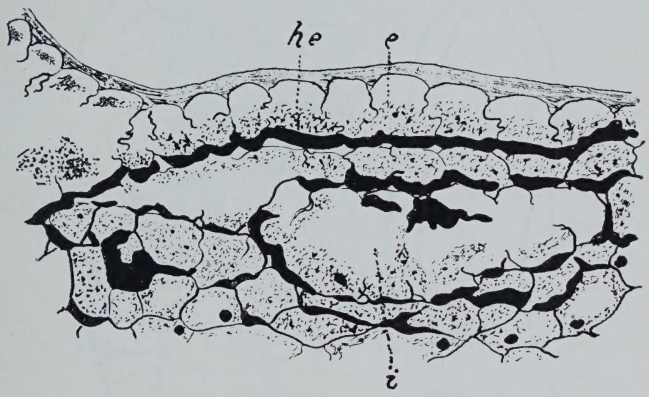


Fig. 18. Querschnitt durch das Futtergewebe von *Maxillaria nana*. *e* körniges Eiweiß, *he* homogener Eiweißbelag, *i* Hohlraum, entstanden durch Zerreißen der Seitenwände. (Nach Porsch.)

dünnwandigen Zellen dieser Schuppen enthalten reichlich Plasma, außerdem Fett und Zucker. Es sollen Arten der Gattung *Melipona* sein, welche diese Futterschuppen abfressen. Außer diesen Futterschuppen kommen bei *Vanilla planifolia* auf der Innenseite des Gynostemiums und am Grunde der Lippe zartwandige, einzellige Haare vor, die außer Plasma auch Stärke enthalten und wahrscheinlich als Futterhaare zu deuten sind.

Bemerkenswert sind auch die Futterkörper, die Diels (1916, S. 766) bei *Calycanthus occidentalis* und Daumann (1930 b, S. 112) bei *Calycanthus florida*, dem bei uns unter dem Namen Gewürzstrauch vielfach kultivierten Zierstrauche, beschrieben haben. In den Blüten von *Calycanthus* sind die innersten Glieder des Andröceums staminodial entwickelt. Diese Staminodien zeigen alle

Übergangsstufen zu fertilen Staubblättern, an die sich nach außen die Perianthblätter anschließen, die selbst wieder petaloid gewordene Staubblätter sind. Die Innenstaminodien stehen anfangs schräg nach außen, neigen aber später nach innen und schließen über den Narben zusammen. Sie zeigen in ihrem Bau eine deutliche Zweiteilung (Fig. 19). Der basale Teil ist braunrot, besitzt dicke Zellwände, eine dicke Kutikula und zahlreiche einzellige Haare. Die Spitze der

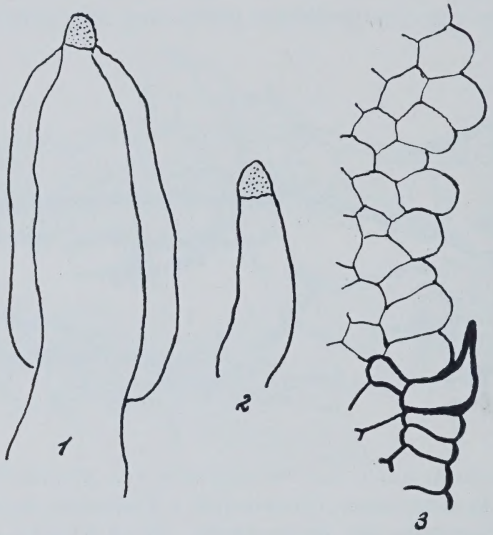


Fig. 19. *Calycanthus florida*. *1* fertiles Staubblatt, *2* Innenstaminodium, *3* Schnitt durch die Randpartie des Futterkörpers; zeigt die scharfe Abgrenzung zwischen Futterkörper und Basalteil. (Nach Daumann.)

Staminodien ist weißlich, stark papillös, und sowohl die Membranen wie die Kutikula sind dünn. Dieser Gipfelteil des Staminodiums stellt den Futterkörper dar, und Diels hat durch Versuche nachgewiesen, daß Käfer, die er wiederholt in den Blüten gefunden hat, tatsächlich eifrig diese weißen Spitzen fressen. Bei *C. florida* enthält das ganze Staminodium in allen Zellen reichlich Stärke, und außerdem scheidet vor Beginn der Anthese der Gipfelteil Flüssigkeitströpfchen ab, die sich, wenn sie abgesaugt werden, wieder neu bilden und geringe Zuckermengen enthalten. Die Futterkörper von *C. occidentalis* enthalten dagegen Öl und reichlich Proteine in ihren Zellen.

Auch die fertilen Staubblätter tragen am Konnektivende diese Futterkörper, die sogar an der Spitze der Perianthblätter noch andeutungsweise vorhanden sind.

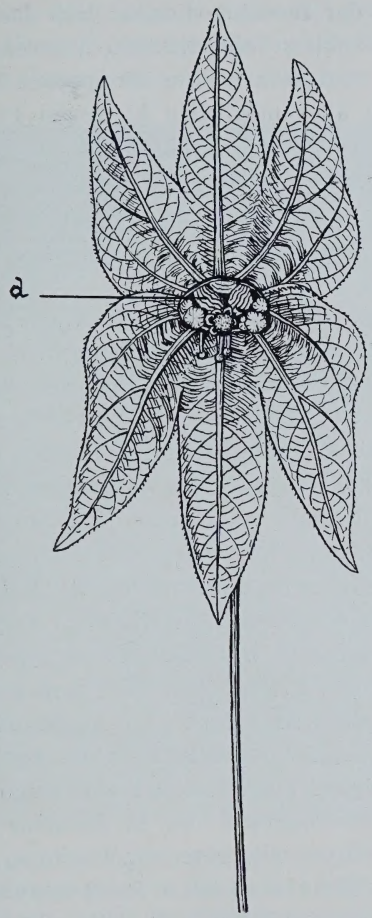


Fig. 20. Cyathium von *Dalechampia bidentata*. *d* Drüsengewebe.

Daß auch Wachsausscheidungen innerhalb der Blüte an Stelle des fehlenden Nektars als Insektenanlockungsmittel treten können, hat v. Wettstein (1904, S. 30) in Südbrasilien an Blüten von *Ornithidium divaricatum* zu beobachten Gelegenheit gehabt. Bei dieser Orchidee wird an zwei Stellen des Labellums Wachs in größeren Mengen ausgeschieden, das dann auf der Oberfläche desselben als großer weißer Klumpen aufliegt (Porsch 1905, S. 253 ff.). Das Ein-

sammeln des Wachses durch Insekten konnte Wettstein direkt beobachten, und die helle Farbe des Wachses, die sich vom schokoladenfarbigen Labellum deutlich abhebt, dürfte seiner Meinung nach auch der Fernanlockung der Insekten dienen. Daß das ausgeschiedene Wachs von den Insekten beim Nestbau Verwendung findet, ist sehr wahrscheinlich. Auf Java konnte ich speziell *Trigona* sehr häufig beim Einsammeln aller möglichen klebrigen Pflanzenstoffe, wie des klebrigen Drüsensekretes an den Blättern von *Jatropha gossypifolia* oder ausgetretener harzartiger Stoffe usw. beobachten. Diese Stoffe werden in die Nester getragen und dort tatsächlich beim Bau verwendet, wie z. B. zum Verkleben von Löchern oder beim Einengen weiter Eingänge.

Ebenso vereinzelt wie die eben erwähnte Wachsausscheidung als Honigersatzmittel ist auch die Absonderung von harzartigen Stoffen innerhalb des Blütenstandes von *Dalechampia bidentata*, einer auf Java einheimischen Euphorbiacee (Fig. 20). In dem komplizierten Blütenstand stehen über den männlichen Blüten drei drüsige Gewebegruppen, die große Mengen eines harzartigen Sekretes absondern. Dieses ist hell weingelb, vollkommen klar und durchsichtig, klebrig und fadenziehend und steht als großer Klumpen auf dem Drüsenkörper, der nach Michaelis (1924, S. 60 ff.) als Auswüchse der Vorblätter zu deuten ist und nicht aus umgewandelten Blüten, wie bisher angenommen wurde, hervorgegangen ist. Das Sekret des Blütenstandes von *D. bidentata* wird nach meinen Beobachtungen auf Java von einer *Trigona*-Art eingesammelt, wobei sie beim Herumkriechen die Bestäubung der weiblichen Blüten besorgt. Das Sekret wird von *Trigona* beim Nestbau verwendet. Michaelis (S. 64) fand an Herbarmaterial von *D. scandens* in den Infloreszenzen den Drüsenkörper mit einer wachsartigen goldgelben Substanz bedeckt. Und H. Müller (1881 a, S. 44) schreibt von einer brasilianischen *Dalechampia*-Art, daß zur Seite der männlichen Blüten ein dichtgedrängtes Gewebe von Schuppen steht, „die ein zähes, klebriges, fadenziehendes Harz absondern. Dieses veranlaßt (vermuthlich) die in Brasilien in so zahlreichen Arten vertretenen stachellosen Honigbienen, *Melipona*- und *Trigona*-Arten, welche mit Eifer dergleichen Stoffe eintragen, zum Besuche der *Dalechampia*-Blüthen“ (nach brieflichen Mitteilungen seines Bruders Fritz Müller).

Kirchner (1925, S. 326, Anm. 1) stellte bei Herbarmaterial von *D. caperonioides* an den Drüsen harzartige Massen fest. Die im trockenen Zustand harte, brüchige Substanz ist von goldgelber Farbe und in Wasser unlöslich; dagegen in Alkohol, Äther, Chloroform, Schwefelkohlenstoff, Terpentinöl und Nelkenöl löslich. Mit Osmium färbt sie sich schwärzlich, mit Alkannin und Sudan II rot.

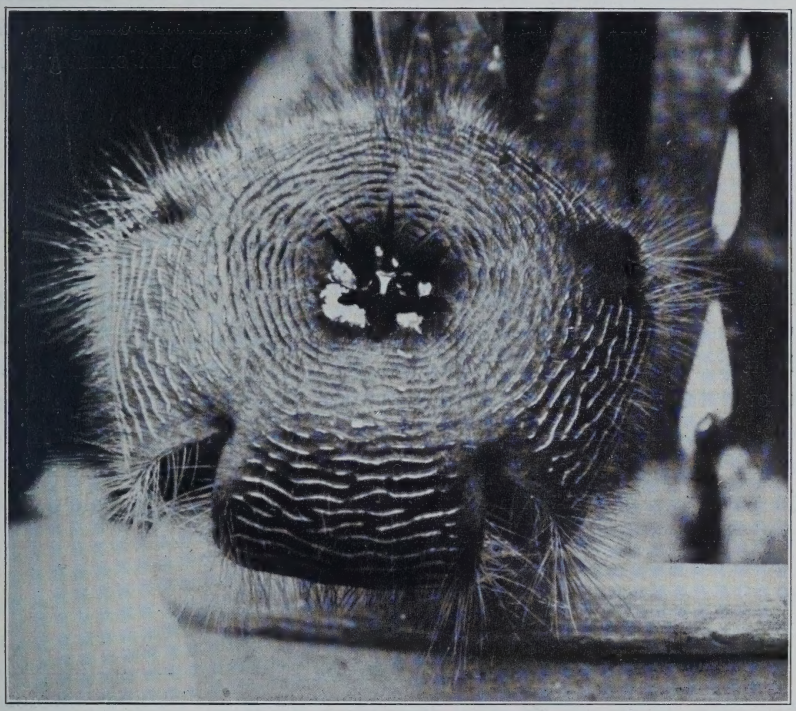


Fig. 21. Blüte von *Stapelia grandiflora*. Die weißen Flecken unterhalb der Corona sind Eierhaufen der blauen Schmeißfliege (*Calliphora erytrocephala*). Phot. A. Mayer. (Aus der Bildersammlung des Wiener botanischen Institutes.)

Bei einer Reihe von nach Aas duftenden Blüten oder Blütenständen wird den besuchenden Insekten überhaupt keine Nahrung geboten und trotzdem werden jene von Aasfliegen und Aaskäfern aufgesucht. Diese Insekten werden durch den Aasgeruch über die eigentliche Beschaffenheit des Objektes getäuscht und werden sogar veranlaßt ihre Eier abzulegen, was sie sonst nur auf Aas

oder tierischem Kot zu tun pflegen (Fig. 21); hierüber wird aber in einem späteren Abschnitt noch die Rede sein.

In anderer Weise scheinen nach H. Müller (1881, S. 111) die Insekten bei den Blüten von *Parnassia palustris* einer Täuschung zu unterliegen. Die im Kreis gestellten fünf Staubblätter wechseln mit fünf Staminodien ab, die in einzelne Wimpern aufgelöst sind. Die Staminodien (Fig. 22) bieten in ihrem flachen Teil den Besuchern geringe Nektarmengen dar, die einzelnen Wimpern endigen am Gipfel mit kleinen gelben Knöpfchen, die auf die Entfernung täu-

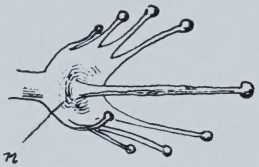


Fig. 22. Staminodium von *Parnassia palustris*. *n* Nektarium. (Nach H. Müller.)

schend wie Honigtröpfchen aussehen. Wie die Beobachtung zeigt, werden Insekten wirklich durch diese scheinbaren Tröpfchen angelockt und verleitet, an ihnen zu saugen. Diese Tatsache scheint aber eher dafür zu sprechen, daß diese gelben Köpfchen der Staminodien ein Mittel zur Fernanlockung darstellen, als daß man die ganze Blüte eine ausgesprochene Täuschblume nennen könnte, um so mehr, als ja wirklich Nektar, wenn auch in geringer Menge, dargeboten wird und den ja die Insekten auch auffinden.

3. Die Blumenklassen

Schon Delpino hat die Blüten hinsichtlich ihrer Besucher in gewisse Gruppen eingeteilt. Diese Einteilung besitzt aber insofern einige Mängel, als jene Blumen, die einen gemischten Besucherkreis aufweisen, mehr oder weniger unberücksichtigt blieben. Es hat daher H. Müller (1881 b) unter den von Insekten bestäubten Blumen neun Blumenklassen aufgestellt, die auch nach dem derzeitigen Stand der Blütenbiologie ihre Geltung beibehalten haben, wenn auch durch neuere Untersuchungen in einzelnen Klassen kleine Abänderungen vorzunehmen sein werden. Die wesentlichste Änderung betrifft die Kesselfallenblumen, die weiter unten noch berücksichtigt werden sollen. Die Einteilung, die H. Müller gibt, stellt sich wie folgt dar:

A. Pollenblumen,

B. Nektarblumen:

a) Blumen mit freiliegendem Honig,
b) Blumen mit halbgeborgenem Honig,
c) Blumen mit völlig geborgenem Honig,
d) Blumengesellschaften,
e) Immenblumen:
   1. Bienenblumen,
   2. Hummelblumen,
   3. Bienen-Hummelblumen,
   4. Wespenblumen,
   5. Schlupfwespenblumen,
f) Falterblumen:
   1. Tagfalterblumen,
   2. Nachtfalterblumen,
g) Fliegenblumen:
   1. Ekelblumen,
   2. Kesselfallenblumen,
   3. Klemmfallenblumen,
   4. Täuschblumen,
   5. Schwebfliegenblumen,
h) Kleinkerfblumen.

Diese Einteilung, die H. Müller in seinem Buch „Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten" aufgestellt hat, berücksichtigt lediglich Blumen Europas und nimmt als Haupteinteilungsmerkmal jene beiden Genußmittel, die den Insekten in den Blüten dieses Gebietes dargeboten werden. Es fehlen daher alle jene Blumentypen, bei denen andere Nahrungsmittel oder Baustoffe, wie sie im vorigen Abschnitte angeführt wurden, den Besuchern geliefert werden. Nach den Besuchern dieser Blüten und nach der Art des Bezuges dieser Honigersatzmittel werden aber derartige Blumen zum Teil in die vorhandenen Klassen oder Unterklassen unterzubringen sein.

Auch Kirchner (1925) übt an den von H. Müller aufgestellten Blumenklassen Kritik, da alle anderen Ausbeutstoffe außer Pollen und Nektar unberücksichtigt bleiben. Er schlägt daher vor, alle habituellen Selbstbestäuber auszuschalten und die übrigen

Blumen nach ihrer gesamten Einrichtung in verschiedene Blumenklassen zu verteilen.

In den Pollenblumen finden die besuchenden Insekten nur Pollen als Nahrung. Es handelt sich hier um einfache, strahlig gebaute Blüten, die reichlich Pollen enthalten. Zu den Pollenblumen wären auch noch jene Windblütler zu rechnen, die nur gelegentlich Insektenbesuch bekommen, wie verschiedene *Plantago-*, *Thalictrum-*, *Pandanus*-Arten u. a. Dagegen zählt H. Müller jene honiglosen Blüten, bei denen der Pollen nur bei einer bestimmten Art des Besuches hervortritt, wie z. B. bei *Genista tinctoria*, *Sarothamnus scoparius*, nicht zu den Pollenblumen, sondern zu den Bienenblumen.

Die Besucher der Pollenblumen gehören den verschiedensten Insektengruppen an. Vor allem gibt es zahlreiche Käfer, für die der reichlich vorhandene Blütenstaub eine willkommene Nahrung ist. Dann sind es verschiedene kurzrüsselige Bienen und Schwebfliegen, die zu den ständigen Gästen der Pollenblumen zählen. Aber auch Bienen mit längerem Rüssel, wie die Honigbiene, von der ja bekannt ist, daß sie Pollen in großen Massen sammelt, gehören zu den regelmäßigen Besuchern dieses Blumentypus. Selbst Hummeln und Bienen mit sehr langem Rüssel, wie die Holzbienen (*Xylocopa*), sammeln Pollen und gehören zum Teil zu den alleinigen Bestäubern verschiedener *Cassia*-Arten, von denen schon früher erwähnt wurde (S. 48), daß sie Staubblätter verschiedener Bauart besitzen. Von Schmetterlingen gibt es aus den niedersten Schmetterlingsfamilien, *Micropterygidae* und *Eriocephalidae*, einige Vertreter, wie z. B. *Micropteryx calthella*, denen ein Saugapparat fehlt, die aber imstande sind, mit ihren Mundwerkzeugen Pollenkörner zu verzehren.

Nach der Art der Tätigkeit der Besucher in den Blüten gehören in diese Blumenklasse auch einige offene, honiglose Blüten, bei denen den Besuchern Zuckerhaare als Nahrung dargeboten werden, wie dies bei einigen *Verbascum*-Arten der Fall ist, bei denen übrigens auch Pollen von den Besuchern gefressen wird. So beobachtete Porsch (1922, S. 455, Fig. 115) eine Schwebfliege, *Syrphys balteatus*, die Pollen fraß, aber außerdem die Zuckerhaare der Filamente der drei behaarten Staubblätter mit ihren Rüsselklappen bearbeitete. Bei dieser Tätigkeit berührte sie mit der Unterseite des Hinterleibes sowohl die Narbe als auch die Staubbeutel, die sich nach oben öffnen.

Ebenso wären unter die Pollenblumen jene *Dalechampia*-Arten zu zählen, bei denen, wie bei *D. bidendata*, harzartige Stoffe ausgeschieden werden, die vollkommen frei innerhalb der „Blume" liegen. Die *Trigona*-Art, die diese *Dalechampia* besucht und die sonst zu den eifrigsten Pollensammlern gehört, vollzieht die Bestäubung innerhalb des Cyathiums in derselben Weise, wie dies sonst bei echten Pollenblumen der Fall ist.

Bei den Nektarblumen kann der Nektar offen oder mehr oder weniger verborgen in der Blüte liegen. Es werden daher je nach der Rüssellänge und der Blumentüchtigkeit verschiedene Insekten als Bestäuber in Betracht kommen.

Bei den Blumen mit freiliegendem Honig handelt es sich durchwegs um offene, meist radiär gebaute Blüten, wie Umbelliferen, *Saxifraga-*, *Galium-*, *Acer*-Arten, *Evonymus europaeus* u. a.

Die Bestäuber sind Fliegen, kurzrüsselige Bienen und Wespen, Käfer, kurzrüsselige Schmetterlinge (*Eriocephalidae*). Schmetterlinge mit langem Rüssel stellen sich wohl ebenfalls als Besucher ein, kommen aber als Bestäuber selten in Betracht, da sie nicht stets mit den Geschlechtsorganen der Blüte in Berührung kommen.

Zu den Blumen mit halbverborgenem Honig gehören die *Ranunculus*-Arten, *Caltha*, *Berberis*, die Cruciferen usw. Der Nektar ist nicht unmittelbar frei zugänglich, sondern mehr oder weniger versteckt. Diese Blumenklasse ist sowohl mit der vorhergehenden als auch mit der folgenden durch Übergänge verbunden. Die hauptsächlichsten Bestäuber sind Insekten mit mittellangem Rüssel, obwohl sich auch kurzrüsselige Insekten einstellen, denen aber die Ausbeutung des Nektars nicht immer gelingt.

Unter den Blumen mit völlig geborgenem Honig finden sich zwar in überwiegender Mehrheit noch radiär gebaute Blüten, wie *Trollius*, *Malva*, *Rubus*, *Ribes*, *Calluna* u. a., doch gehören hierher auch zygomorphe Blüten, wie *Veronica*, *Thymus*, *Scrophularia* u. a. Die Bestäuber sind fast durchwegs blumentüchtigere Insekten mit mittellangem Rüssel, wie die Honigbiene und andere Bienen, Wespen, Schwebfliegen, Hummeln, Schmetterlinge. Käfer finden sich an diesen Blüten nur mehr selten als Gäste ein.

Als Blumengesellschaften bezeichnet H. Müller die Kompositen, bei denen die Blüten zu Köpfchen vereinigt sind und in

denen der Honig völlig verborgen ist. Die Bestäuber sind dieselben wie in der vorhergehenden Klasse.

Die Klasse der Immenblumen zerfällt je nach den wichtigsten Blütenbestäubern in fünf Gruppen.

Die Bienenblumen sind Blumen, bei denen zur Ausbeutung ein höchstens 7 mm langer Rüssel genügt. Die Honigbiene und andere Bienen mit ungefähr gleich langem Rüssel, sowie Hummeln und Schwebfliegen zählen zu ihren Bestäubern. Vorhandene mechanische Einrichtungen der Blüte beanspruchen eine gewisse Intelligenz der Insekten und auch eine entsprechende Kraftentfaltung der Besucher. Schmetterlinge mit langem Rüssel sind wohl vielfach imstande, den Honig auszusaugen, da sie mit ihrem dünnen Rüssel leicht durch enge Zugänge zu ihm gelangen, sie sind aber dabei nicht immer imstande, den Mechanismus auszulösen. Dasselbe gilt schließlich auch für andere Gruppen der Immenblumen.

Die Bestäuber der Hummelblumen sind fast ausschließlich Hummeln und langrüsselige Bienen. Der Honig liegt so tief, daß eine Rüssellänge von über 7 mm nötig ist, um ihn zu erreichen. Gelegentlich können auch Schwebfliegen und Schmetterlinge eine Bestäubung bewerkstelligen. Manche Hummelblumen werden nur von einigen wenigen Hummelarten oder sogar nur von einer einzigen Art mit Erfolg besucht. So führt H. Müller an, daß *Corydalis solida* und *C. cava* nur von der Pelzbiene *Anthophora pilipes* bestäubt wird, die infolge ihrer Körpergröße und ihres 19 bis 21 mm langen Rüssels allein befähigt ist, den im Sporn tief geborgenen Nektar zu erreichen. Andere Hummelarten mit kürzerem Rüssel bohren die Blüten am Grunde des Sporns an und gelangen auf diese Weise zum Honig, ohne natürlich für die Bestäubung etwas zu leisten. In manchen Gebieten findet man fast sämtliche Blüten des Lerchensporns auf diese Weise angebissen.

Auch die Salbeiblüten, soweit sie insektenblütig sind, werden fast ausnahmslos von Hummeln bestäubt, die allein durch ihren breiten Körper den Hebelmechanismus der Staubblätter in exakter Weise in Funktion zu setzen vermögen.

In diese Gruppe der Blüten, welche durch blumentüchtige Insekten mit langem Rüssel bestäubt werden, gehören auch jene, die fast nur von Arten der Holzbienengattung *Xylocopa* bestäubt werden. So wird z. B. *Spartium junceum* der europäischen Flora allein er-

folgreich von *Xylocopa violacea* befruchtet. Die großen Blüten und die Explosionseinrichtung der Staubgefäße, die zur Auslösung eine gewisse Kraft des besuchenden Tieres voraussetzt, bedürfen eines entsprechend großen und kräftigen Tieres, damit eine wirksame Bestäubung eintritt. Da die Explosionseinrichtung nur einmal funktioniert und die Staubgefäße dann außerhalb des Schiffchens bleiben, kommen auch kleinere, pollensammelnde Insekten an die Blüten. Daß diese gelegentlich auch einmal eine Befruchtung vermitteln können, ist nicht ausgeschlossen.

Auf Java, wo sehr wenig Hummeln vorkommen, wird deren blütenbestäubende Tätigkeit durch die an Arten- und Individuenzahl reiche Gattung *Xylocopa* geleistet. Eine Reihe von Pflanzen wird nur

Fig. 23. Blüte von *Thunbergia grandiflora* durch *Xylocopa latipes* bestäubt.

von ganz bestimmten Arten bestäubt. So werden die Blüten von *Thunbergia grandiflora*, einer aus Burma stammenden Acanthacee, die in Java eingeführt und sehr verbreitet ist (Cammerloher 1927, S. 57), hier ausschließlich von *Xylocopa latipes*, der größten aller javanischen Holzbienen (Fig. 23) bestäubt. Der Zugang und die Weite der Kronröhre, die tiefe Lagerung des Nektars entsprechen so vollkommen den Körperdimensionen dieser *Xylocopa*-Art, daß sie beim Blütenbesuch den Innenraum der Kronröhre gänzlich ausfüllt und mit ihrem langen Rüssel den Nekter erreichen kann (Fig. 24). Kleinere Insekten, die den Versuch machen, den Nektar zu erreichen, gelangen nicht zu ihm, da er im Grunde der Röhre geborgen liegt und der Zugang durch einen Haarkranz abgeschlossen ist; außerdem kommen sie beim Blütenbesuch auch nicht mit den Antheren und der Narbe in Berührung und sind daher für die Bestäubung belanglos.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Canavalia ensiformis*, einer auf Java heimischen Papilionacee (Cammerloher 1925). Die

Blüten von *Canavalia* kommen durch eine Drehung des Blütenstieles in eine Lage, daß das Schiffchen mit den beiden Flügeln nach aufwärts gerichtet ist, während die Fahne im rechten Winkel wagrecht davon absteht. Durch ein Ineinandergreifen von Wülsten und Vertiefungen sind die Flügel mit dem Schiffchen derart verbunden, daß diese Blütenteile alle Bewegungen gemeinsam machen. Im unteren Teil der Flügel ragt je ein Wulst nach vorn, an den die Bestäuber

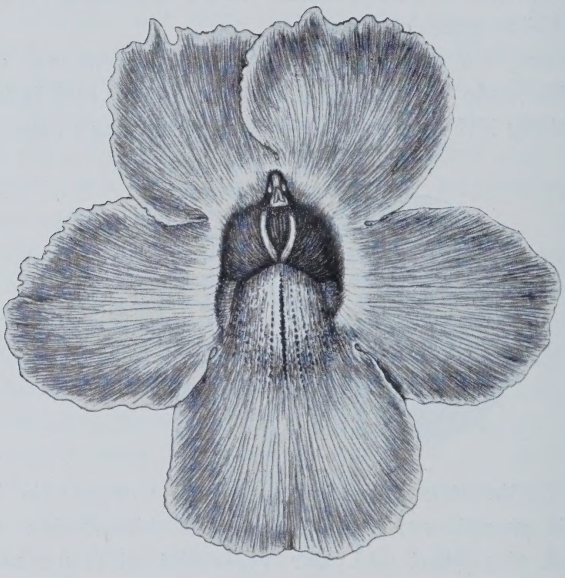


Fig. 24. Blüte von *Thunbergia grandiflora* von vorne, natürliche Größe.

mit der Stirne drücken, wodurch der ganze Komplex von Flügel und Schiffchen nach hinten und seitwärts auseinander gedrückt wird. Auf diese Weise werden Staubblätter und Griffel frei, und die Bestäubung kann erfolgen. Es bedarf, vor allem bei eben eröffneten Blüten, einer gewissen Kraft, um den ganzen Mechanismus in Bewegung zu setzen, und nicht alle Besucher von *Canavalia* verfügen über eine solche. An Besuchern wurden beobachtet: *Xylocopa latipes*, *X. coerulea*, *Anthophora zonata*, *Trigona* spec., *Apis indica*, ferner eine Hesperide, *Parnara tulsi*, eine Lycaenide, *Lampides* spec. Außerdem leben in den Blüten verschiedene Blasenfüßler, wie *Taeniothrips*

longistylus, *Physothrips vitticornis* und *Thrips japonicus*. Von all diesen Besuchern kommen aber nur die beiden genannten *Xylocopa*-Arten als Bestäuber in Betracht. Sie allein verfügen über die notwendige Kraft, um die Flügel nach hinten zu drücken (Fig. 25). Aber selbst der etwas kleineren *X. coerulea* gelingt dies nicht immer, stiehlt aber dann den Honig, indem sie den Rüssel seitlich zwischen

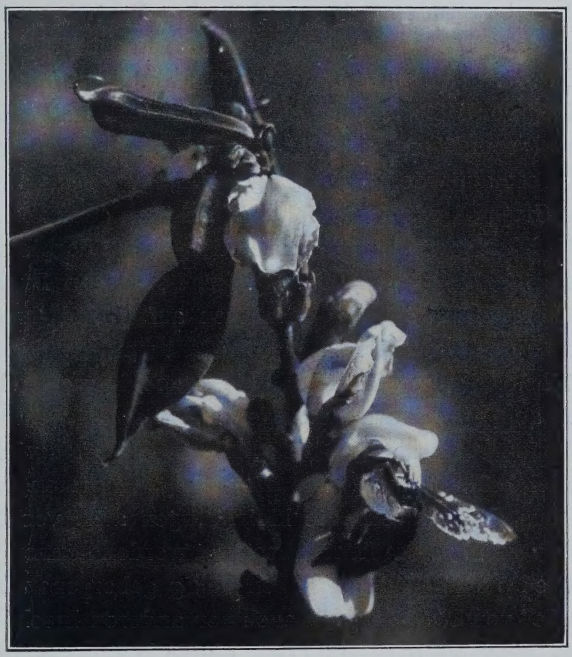


Fig. 25. Bestäubung der Blüten von *Canavalia ensiformis* durch *Xylocopa latipes*. Der Pollen wird auf den Thoraxrücken der Holzbiene abgeladen.

Kelch und Krone einführt. Ähnlich macht es *Anthophora zonata*. *Apis indica* und *Trigona* sammeln Blütenstaub, der bei bereits von *Xylocopa* besuchten Blüten außen an den Blütenblättern haften geblieben ist. Die beiden beobachteten Schmetterlinge führen ihren langen Rüssel entweder seitlich zwischen Kelch und Krone oder am Grunde der Fahne auf dem normalen Wege ein und können so den Honig ausbeuten. Sie kommen dabei aber nicht mit den Geschlechtsorganen der Blüte in Berührung. Die verschiedenen Thripse kom-

men ebenfalls für eine Bestäubung nicht in Betracht. Die Blüten von *Canavalia ensiformis* sind also ausgesprochene Holzbienenblumen und auch nur die großen *Xylocopa*-Arten sind wirkliche Bestäubungsvermittler. Beim Besuch wird den Holzbienen der Blütenstaub auf den Thoraxrücken aufgeladen und auf diese Weise in andere Blüten übertragen. *Xylocopa latipes* fegt dann, nachdem sie einige Blüten besucht hat, den Rücken mit den Mittelbeinen, und man findet dann den Pollen auch in den dicht stehenden Haaren der Hinterbeine. Dieses Pollensammeln wurde bei *X. latipes* oft, nie aber bei *X. coerulea* beobachtet. Andere Blumen, die auf Java fast ausschließlich von Holzbienen besucht werden, sind *Alpinia Hookeriana*, *Costus lucanusianus*, verschiedene *Coleus*-Arten, *Stachytarpheta mutabilis* (diese außerdem von Honigvögeln), *Calotropis gigantea* u. a.

In die Gruppe der Hummelblumen gehören dann vielleicht auch einige Blüten, die ihren Bestäubern Futtergewebe darbieten. Andere wieder, wie *Stanhopea* oder *Coryanthes*, bei denen *Euglossa*-Arten als Bestäuber vermutet werden, müssen auf Grund ihrer Gleiteinrichtungen zu den Gleitfallenblumen gezählt werden.

Als nächste Gruppe führt H. Müller die Bienen-Hummelblumen an, eine Zwischenstufe zwischen Bienenblumen und Hummelblumen. Hierher gehören Blumen wie *Calamintha alpina*, mit zweierlei Blütenformen. Die großblütigen Formen werden von Hummeln besucht, während die kleinblütigen auch von Bienen mit weniger als 7 mm langem Rüssel bestäubt werden können.

Die Wespenblumen haben völlig geborgenen Nektar und werden außer von Wespen wohl auch von anderen Insekten befruchtet. Jedoch sollen nach H. Müller einige Blumen fast ausschließlich von Wespen bestäubt werden. Als ausgeprägte Wespenblume betrachtet er *Scrophularia nodosa* und weist vor allem darauf hin, daß die gelblichen Antheren und die bräunliche Blumenkrone ihrer Blüten mit der Färbung der besuchenden Wespen eine auffällige Übereinstimmung zeigen. Ähnliche Färbungen zeigen die Blüten von *Lonicera alpigena*, *Epipactis latifolia;* H. Müller nimmt an, daß die bräunliche Blütenfarbe besonders anziehend auf Wespen wirke. Als weiteres Charaktermerkmal der Wespenblumen bezeichnet er einen bauchig erweiterten, mit sehr viel Nektar angefüllten Safthalter.

Am Schlusse der Immenblumen führt H. Müller noch die

Schlupfwespenblumen an als solche, die vor allem durch Schlupfwespen befruchtet werden. Allerdings sind genaue Beobachtungen in dieser Hinsicht noch notwendig. Von *Listera ovata* wird angegeben, daß sie fast ausschließlich von Schlupfwespen und einem Bockkäfer (*Grammoptera laevis*) besucht wird. Und dasselbe dürfte für *Listera cordata* gelten; ebenso soll *Chamaeorchis alpina* eine Schlupfwespenblume sein.

Die Falterblumen sind Blumen mit langer Röhre oder langem Sporn, in denen der Honig tief geborgen ist und daher nur von Insekten mit sehr langem Rüssel erreicht werden kann. Manche von ihnen können auch noch von langrüsseligen Bienen oder sehr lang-

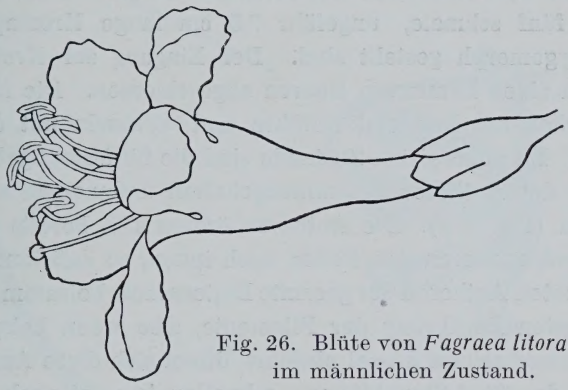


Fig. 26. Blüte von *Fagraea litoralis* im männlichen Zustand.

rüsseligen Fliegen, wie z. B. der in Südafrika lebenden *Megistorrhynchus longirostris* mit ihrem 8,5 cm (!) langem Rüssel ausgebeutet und bestäubt werden.

Daß die Tagfalterblumen meist rote Blütenfarbe, die Nachtfalterblumen dagegen weiße oder weißliche Färbung aufweisen, ist zum Teil durch die Untersuchung von Knoll, wie bereits im Abschnitt über „Wirkung von Farbe und Duft der Blüten" auseinandergesetzt wurde, widerlegt. Auch die Ansicht, daß die Nachtfalterblumen ihre Besucher allein durch den Duft anlocken, ist nach den angeführten Versuchen nicht allgemein gültig. Unter den Schmetterlingen gehören die Schwärmer (*Sphingidae*) zu den blumentüchtigsten. Die Schwärmer pflegen vor den Blüten schwebend den Nektar zu saugen. Bei vielen Schwärmerblumen sitzen die Antheren leicht beweglich auf den Staubfäden und schmiegen sich da-

her dem Körper des besuchenden Schwärmers leicht an, z. B. *Lilium*, *Fagraea litoralis* (Fig. 26), *Lonicera caprifolium* u. a. Auch Explosionseinrichtungen kommen bei Schwärmerblumen vor. So besitzt *Posoqueria latifolia*, eine Rubiacee des tropischen Südamerika, eine derartige Einrichtung. Die Blüten dieser *Posoqueria*, die eine ausgesprochene Schwärmerblume ist und deren Nektar auch nur Schwärmern mit sehr langem Rüssel zugänglich ist, haben eine Länge von ungefähr 15 cm (Fig. 27 a). Der Nektar wird an der Basis der Kronröhre rings um den Fruchtknoten ausgeschieden. Die Röhre ist sehr eng und wird in ihrem unteren Teil durch den darinnen verlaufenden Griffel noch mehr verengt. Der Griffel ist ungefähr 9 cm lang und reicht daher bis etwas über die Mitte der Röhre. Oben endigt die Röhre in fünf schmale, ungefähr 2,5 cm lange Kronlappen, die schwach zygomorph gestellt sind. Der Eingang zur Kronröhre ist noch durch einen Kranz von Haaren abgeschlossen. Die fünf Staubgefäße stehen am Rande der Röhre und wechseln mit den Kronlappen ab. Im ungereizten Zustande sind die fünf Staubgefäße durch Verkleben der Antheren zusammengehalten und neigen als Ganzes nach unten (Fig. 27 b). Die Antheren öffnen sich bereits in diesem Zustand und entleeren den Pollen nach innen, so daß innerhalb der fünf verklebten Antheren der gesamte Blütenstaub beisammen ist. Bei der geringsten Berührung der Filamente, also wenn beispielsweise ein Schwärmer seinen Rüssel einführt, öffnet sich diese Antherenein-heit. Von den fünf Staubblättern schnellen je zwei nach links und rechts (Fig. 27 c), wobei bei diesen zwei Staubblattpaaren die Antheren auch weiterhin miteinander verklebt bleiben. Das fünfte Staubblatt, das im ersten Zustand das unterste ist, schlägt mit kräftigem Schlag nach oben und wirft dabei wie mit einem Löffel den gesamten Pollen aufwärts, den man als ein feines weißes Wölkchen deutlich sehen kann. Einem besuchenden Schwärmer wird der Pollen auf den Rüssel geladen und so beim Besuch einer weiteren Blüte auf die gegabelte Narbe (Fig. 27 d) übertragen. Bei Blüten, die nicht besucht wurden, tritt das Auseinanderklappen der Staubgefäße nicht ein. Der Geruch der Blüten, der besonders in den Abendstunden stark ist, erinnert sehr an den unserer Gartennelken.

Von Fliegenblumen wurden bisher fünf Unterklassen unterschieden, die aber nach den Arbeiten von Knoll um einen weiteren Typus, die „Gleitfallenblumen", vermehrt werden müssen.

Fig. 27. *Posoqueria latifolia.* *a* Blüte von der Seite. *b* Blüte von vorne, die fünf Staubgefäße im ungereizten Zustand; die fünf Antheren sind noch miteinander verklebt. *c* Staubgefäße nach einem Blütenbesuch, je zwei Staubgefäße sind nach rechts und links zurückgeschnellt, das fünfte, unterste ist nach oben geklappt. *d* Griffelende mit Narbe. *a*—*c* natürliche Größe, *d* 3/1 vergrößert.

Als Ekelblumen werden offene Blüten mit freiliegendem oder halbverborgenem Honig bezeichnet. Sie haben nach Knuth (*1*, S. 152) meist eine gelbliche oder dunkelpurpurne Färbung, sind oft gesprenkelt und besitzen einen ekelhaften Geruch, durch den sie Aasfliegen anlocken, von denen sie auch bestäubt werden. Hierher gehören verschiedene *Saxifraga*-Arten, *Veratrum*, *Lloydia*, *Rhamnus*, *Ruta graveolens* u. a. Ferner gehören in diese Gruppe wohl auch die tropisch-asiatischen *Rafflesia*- und *Brugmansia*-Arten. In der Arbeit von Winkler (1927) ist auch über die Bestäubung von *Rafflesia* ausführlich berichtet. Daß nicht die meist braunrote Färbung von *Rafflesia* und *Brugmansia* anlockend auf die Fliegen wirkt, ist nach dem im Abschnitt III/1 Gesagten wohl sicher. Vielmehr ist es der Aasgeruch, den diese Blüten aussenden, der anlockend auf die Insekten wirkt. Ob die Blüten von *Rafflesia* und *Brugmansia* einen aasartigen Geruch besitzen, darüber sind die Mitteilungen ganz entgegengesetzt. Nach meinen eigenen Beobachtungen an tropischen *Aristolochia*-Arten besitzen diese nur in einem bestimmten Zustand der Entwicklung den aasartigen oder kotartigen Duft. Ähnlich dürfte es auch bei den genannten Rafflesiaceen sein, und wenn der Beobachter nicht in diesem Zustand die übrigens seltenen Blüten zur Untersuchung bekommt, so ist der Geruch nicht wahrzunehmen, und ihre Berichte werden daher das Vorhandensein eines Geruches bestreiten. Nun liegen aber die Zeugnisse von guten Beobachtern wie Blume, Teysmann und Binnendijk, Koorders u. a. vor, die uns berichten, daß der Geruch betäubend, unangenehm nach faulenden tierischen Produkten stinkend sei. Es ist also nicht zu zweifeln, daß diese Blüten tatsächlich einen Aasgeruch besitzen, durch den die Fliegen angelockt werden.

Als einen Übergang von den Ekelblumen zu den Kesselfallenblumen bezeichnet Knuth (*1*, S. 153) die Blüten von *Asarum europaeum*. Als Kesselfallenblumen kann man kurz jene Blüten bezeichnen bei denen Insekten, in erster Linie Fliegen, in einen weiten bauchigen Teil der Blumenkrone, den Kessel, gelangen, hier eine Zeitlang zurückgehalten werden, bevor sie wieder entweichen können. Dies trifft bei *Asarum* zum Teil zu. Im ersten (weiblichen) Zustand der Blüte sind die Perigonzipfel einwärts gebogen, so daß das Entweichen aus der Blüte für kleinere Insekten jedenfalls sehr erschwert ist. Im zweiten (männlichen) Zustand sind

die Zipfel nach außen gebogen, und nun gelangen die Insekten leicht aus der Blüte. Ob es sich bei den Blüten von *Asarum* nicht noch um andere Einrichtungen handelt, welche das Entweichen der Insekten verhindert (Wachsüberzug?), müßte noch näher untersucht werden.

Als Typus der Kesselfallenblumen wurden die verschiedenen *Aristolochia*-Arten, die Blütenstände von *Arum* und anderen Araceen angegeben. Die in jeder Hinsicht gründlich durchdachten Untersuchungen von Knoll haben aber gerade für *Arum* und einige *Aristolochia*-Arten festgestellt, daß es sich hier nicht um einfache Kesselfallen handelt, und haben auch zur Aufstellung eines neuen Blumentypus, des Gleitfallentypus, geführt. In letzter Zeit wurde eine neue *Aristolochia*-Art beschrieben und deren blütenökologische Einrichtung von Lindner (1928) geschildert. Auf Grund dieser Mitteilungen ist die *Aristolochia Lindneri* wohl als eine Kesselfalle anzusehen. Ihre Art, die Insekten zu fangen, ist aber bei *Aristolochia*-Arten einzig dastehend. Sie wurde in San José in Nordost-Bolivien gefunden, wo sie die Plaza dieser Stadt als Unkraut bedeckt und bei den ersten Regen zu blühen beginnt. Der penetrante Fäkalgeruch, der von den Blüten ausgeht, hat zur Entdeckung dieser Pflanze geführt. Durch diesen Geruch werden zahlreiche Insekten, darunter zehn Fliegenarten und ein Käfer, angelockt. Die Farbe der Blüten ist samtbraun. Die Unterlippe bildet zwei große, ovale Lappen, die dem Boden flach aufliegen; die farblose, schmale Oberlippe ragt nach oben. Die weitere Beschreibung der Blüte und des Insektenfanges mögen mit Lindners eigenen Worten gegeben werden (Fig. 28). „Hinter dem mächtigen Schauapparat der Unterlippe liegt der wichtigste Teil der Blüte. Statt der einfachen mit Haaren ausgekleideten Röhre der anderen Arten führt hier ein winkelig geknickter Vorhof mit fast glatten Wänden an eine senkrechte Querwand, welche den dahinter liegenden Raum abschließt und nur eine kleine trichterige Öffnung trägt, durch welche die Besucher auf den Blütengrund dringen können. Dieser Raum, die Kesselfalle, ist sonst ganz abgeschlossen; es entströmt ihm der für Aasfliegen so unwiderstehliche Duft; auf seinem Grunde birgt er die Säule der Geschlechtsorgane. Um den Gästen den Weg durch den dunklen und winkelig gebogenen Vorhof zu zeigen, ist die dunkelbraune Farbe gerade an jenen Stellen fortgelassen, die von ihnen notwendig beschritten werden müssen, um schließlich zu der

kleinen Öffnung in der wenig gefleckten Querwand zu gelangen, durch welche das helle Licht des dahinter liegenden Raumes leuchtet. Seine Wände sind nur schwach gefleckt, und die relative Lichtfülle täuscht den zögernden Eindringlingen wohl ein Hintertürchen, einen nahen Ausweg ins Freie vor."

„Das enge Kaliber der Öffnung in der Querwand ist bemerkenswert, weil es eine Auslese der Ankömmlinge besorgt, nur den Klei-

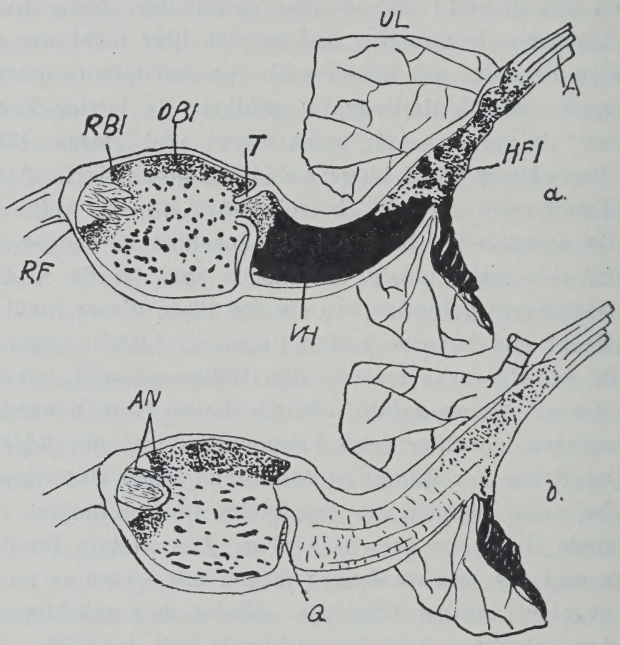


Fig. 28. Blüte von *Aristolochia Lindneri*. *a* im weiblichen Zustand, *b* im männlichen Zustand. *AN* Antheren und Narbe, *RF* Ringfenster, *RBl* Ringblende, *OBl* obere Blende, *Q* Querrand mit *T* Trichteröffnung, *VH* Vorhof, *HFl* heller Fleck, *UL* Teil der Unterlippe, *A* Oberlippenansatz. (Nach Lindner.)

nen Eintritt bietet, die in viel größerer Menge aufgenommen werden können und dadurch eine größere Gewähr bieten, daß der Pollen aus der Blüte zur Fremdbestäubung in andere Blüten getragen wird, als wenn größere Insekten mit diesem Dienst betraut würden, von welchen nur eine kleine Zahl Aufnahme finden könnte, und die vielleicht die zarten Blütenorgane noch beschädigen würden . . ."

„Ein Zurück gibt es für die einmal Eingedrungenen auch deshalb nicht, weil die enge Eingangspforte nach innen erhöht ist und die nach dem Ausweg Suchenden immer wieder darüber hinwegstolpern läßt."

„Um den Aufenthalt der Gefangenen recht auszunützen und wirkungsvoll zu gestalten, finden sich in der Gefängniszelle noch ein paar Besonderheiten. Die Sonne, die in der Heimat der Pflanze sehr rasch hoch steigt, könnte die schon durch ihre immer zunehmende Zahl sich gegenseitig beunruhigenden Insekten von der Stelle, wo ihre Anwesenheit gefordert wird, hinweglocken und an dem obersten Teil des Raumes, der der Sonne zugewandten Decke, konzentrieren. Um dies zu vermeiden, wird das Oberlicht abgeblendet durch eine dunkle Blende an dieser Stelle (!)."

„Die hellste, fast glasartig durchsichtige Stelle ist aber das Ringfenster rings um die Säule der Geschlechtsorgane. Hier, also gerade der Eingangsöffnung gegenüber, ist der Aufenthalt der Gäste wichtig, denn hier muß der Pollenstaub von den Antheren abgenommen werden. Man kann sich vorstellen, daß die geängstigten, in dem engen Raum sich gegenseitig beunruhigenden Insekten immer wieder an diesem Ringfenster verzweifelte Anstrengungen machen, einen Ausweg ins Freie zu finden; es wird überdies in seiner Wirkung durch die Ringblende gehoben, die es als dunkler Pigmentrahmen einschließt."

„Für die Gefangenen besteht aber erst Aussicht auf Befreiung, wenn sie durch mitgebrachten fremden Blütenstaub die Befruchtung eingeleitet haben. Die Pflanze ist protogyn; die Narbe schließt sich nach der Bestäubung, und bald darauf platzen die inzwischen erst gereiften Antheren und bepudern die Fliegen über und über mit Blütenstaub. Gleichzeitig treten aber sehr merkwürdige Veränderungen ein: die äußeren Teile der Blume erschlaffen; die Öffnung in der Querwand[1]) weitet sich etwas und böte dadurch schon Gelegenheit zur Flucht der Gefangenen. Da diese aber positiv heliotropisch sind, finden sie den Ausweg erst, wenn eine Veränderung der Lichtverhältnisse hinzukommt. Das tritt auch tatsächlich ein! D e r g a n z e,

[1]) Eine ähnliche eingeengte Öffnung zum Kessel wurde auch bei den Blüten von *Aristolochia grandiflora* beschrieben und als „Mund" bezeichnet. Auch hier weitet sich der Mund im zweiten Zustand der Blütenentwicklung; siehe Cammerloher 1923c, Taf. VI, 4 u. 6.

erst tiefdunkelbraune Vorhof entfärbt sich, die obere Blende im Innern der Blüte dagegen, ebenso wie die Ringblende werden tiefdunkel und die verstreuten Flecken nehmen an Größe und Intensität zu, so daß der abgeschlossene Innenraum verdunkelt, der Vorhof dagegen erhellt wird, und so alle Gefangenen durch die Öffnung in der Querwand den Weg in die Freiheit finden."

Der Fall dieser Blüteneinrichtungen bei *Aristolochia Lindneri* ist deshalb von besonderem Belang, weil hier die Fliegen zwar durch den Aasgeruch an die Blüten gelockt werden, in den Kessel aber, in dem sich die Staubblattnarbensäule befindet, durch die eigenartigen Beleuchtungsverhältnisse geführt werden. Wenn aber die Blüte sich im männlichen Zustand befindet, wird durch Änderung in der Färbung und durch die daraus sich ergebende Änderung in den Lichtverhältnissen innerhalb der Blüte, den Insekten der Weg nach außen gezeigt. Dabei sei auf einen Irrtum in der Darstellung Lindners hingewiesen; Lindner ist der Ansicht, daß das Schließen der Narbenlappen und das Platzen der Antheren die Folge einer Bestäubung sei. Die Narben schließen sich aber sicherlich auch, wenn eine Bestäubung ausbleibt, und auch die Antheren öffnen sich ohne eine solche. Es ist dies derselbe Vorgang, wie er bei anderen proterogynen *Aristolochia*-Arten, wie *A. grandiflora*, *A. gigas*, *A. elegans*, *A. ringens*, *A. arborea* u. a. eintritt. Im ersten Zustand sind die Narben aufgeklappt und die Antheren geschlossen, im zweiten Zustand, der meist nach 24 Stunden eintritt, sind die Narbenlappen geschlossen, und jetzt öffnen sich die Staubbeutel. Im männlichen Zustand haben die Blüten auch nicht mehr den Aasgeruch, was auch bei *A. Lindneri* der Fall ist (Lindner S. 99).

Nach den Kesselfallenblumen seien hier die Gleitfallenblumen angereiht, von denen schon oben gesagt wurde, daß es sich um einen neuen Blumentypus handelt, den Knoll auf Grund seiner Untersuchungen aufgestellt hat. Es sind Blumen, bei denen die angelockten Insekten auf steil gestellten Epidermisoberflächen ausgleiten und abstürzen und dabei entweder schon im Sturze den Pollen aufnehmen oder abstreifen, oder aber bei denen die Insekten in einen bauchigen Teil der Blüte oder des Blütenstandes stürzen und hier eine Zeitlang zurückgehalten werden. In dieser Zeit der

Gefangenschaft besorgen sie, wenn sie bereits mit Pollen beladen gefangen wurden, die Bestäubung und übernehmen frischen Pollen, mit dem sie dann die Blume verlassen. Die Ursache für das Ausgleiten der Insekten auf bestimmten Epidermisoberflächen hat zuerst Knoll (1914a) gefunden. Die ersten experimentellen Untersuchungen Knolls wurden an steil aufgestellten Blättern von *Iris pallida*, an Blättern von *Cotyledon pulverulenta* und an der Gleitzone der Kannen von *Nepenthes*, die alle Wachsüberzüge besitzen, vorgenommen. Als Versuchstiere wurden Ameisen verwendet. Die Ameisen besitzen an ihren Beinen sowohl Krallen als auch Haftlappen. Mit den Krallen sind die Ameisen imstande, sich auf einer rauhen Unterlage zu bewegen, wobei die Haftlappen eingezogen sind. Ist die Unterlage glatt, so werden die Haftlappen zum Gehen verwendet. Ist aber eine glatte, steil aufgerichtete Epidermis mit ausgeschiedenem, leicht ablösbarem Wachs überzogen, so werden die Haftlappen der Ameisenbeine durch die losgerissenen Wachsteilchen verklebt, so daß die Tiere schließlich den Halt verlieren und abstürzen.

Bei den Gleitfallenblumen finden sich in der Blüte gewisse glatte Zonen, welche durch Wachsüberzüge oder Ölausscheidungen für Insekten ungangbar gemacht sind. Kommen die Tiere beim Herumkriechen in der Blüte auf diese Blütenteile, so gleiten sie aus und stürzen ab.

Zu jenen Blumen, bei denen die Insekten schon im Sturze Pollen mitreißen oder an die Narbe abgeben, gehört *Stanhopea*. Untersuchungen an *Stanhopea tigrina* und *St. oculata* hinsichtlich ihrer blütenökologischen Einrichtungen wurden von Pohl (1927) angestellt. Bereits Crüger (1865) hat auf Trinidad beobachtet, daß die Blüten von *Stanhopea grandiflora* wegen ihrer Futterwarzen gern von einer großen Hummel besucht werden. Und Willis (1895) hat durch Experimente mit europäischen Honigbienen und Hummeln den Bestäubungsvorgang feststellen können. Die Tiere fliegen zwischen Säule und Hypochil zu den Futterwarzen und gleiten, wenn sie nach rückwärts herauskriechen, an den glatten Wänden des Hypochils ab und stürzen senkrecht nach unten, wobei sie an der Narbe und den Pollinien vorbeikommen und letztere mitreißen (Fig. 29).

Die Ursache des Ausgleitens der Insekten liegt nun nach Pohl (1927) darin, daß die Epidermis des Labellums bei den beiden von ihm untersuchten *Stanhopea*-Arten vor allem auf der Oberseite mit

dicht gelagerten Öltröpfchen bedeckt ist. Ferner sind die Epidermiszellen außen vollkommen eben, dickwandig und stark kutinisiert (Fig. 30). Wenn die Tiere nach dem Abfressen der Futterwarzen nach rückwärts kriechen, kommen sie auf die steil gestellten, glatten und öligen Teile des Labellums, auf denen sie ausgleiten und durch den von Epichil, Pleuridien und Säule gebildeten Raum hindurch-

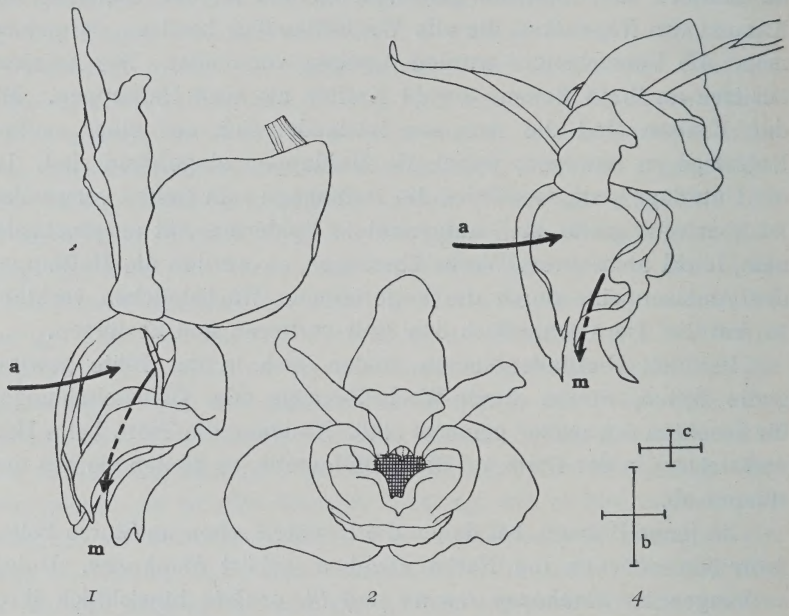


Fig. 29. *Stanhopea tigrina.* 1 Seitenansicht der Blüte; 2 Blüte von unten gesehen; 3 *Stanhopea oculata*, Seitenansicht der Blüte; 4 Schema der Körpermaße von *Euglossa dimidiata* F., einer häufigen südamerikanischen Art, *b* von oben, *c* von vorne gesehen, *a* Anflugrichtung, *m* Fallrichtung der Insekten nach Verlassen der Futtergewebshöhle. Alle Figuren ½ natürliche Größe. (Nach Pohl.)

fallen, wobei sie sich mit den Pollinien beladen oder mitgebrachte abstreifen.

Auch bei *Coryanthes macrantha*, deren Bestäubung von Crüger (1865, S. 130) wiederholt beobachtet werden konnte, stürzen die Insekten beim Abfressen des Futtergewebes ab. Als Ursache für den Absturz nimmt Crüger an, daß bei dem starken Besuch der Blüte die Tiere sich gegenseitig abdrängen oder aber, daß sie durch den

Genuß des Futtergewebes berauscht werden. Wahrscheinlich aber ist auch hier die Epidermis des Labellums oder gewisser Teile desselben glatt und mit Ölausscheidungen überzogen, so daß die Tiere hierdurch zum Absturz kommen. Abstürzend gelangen sie in den

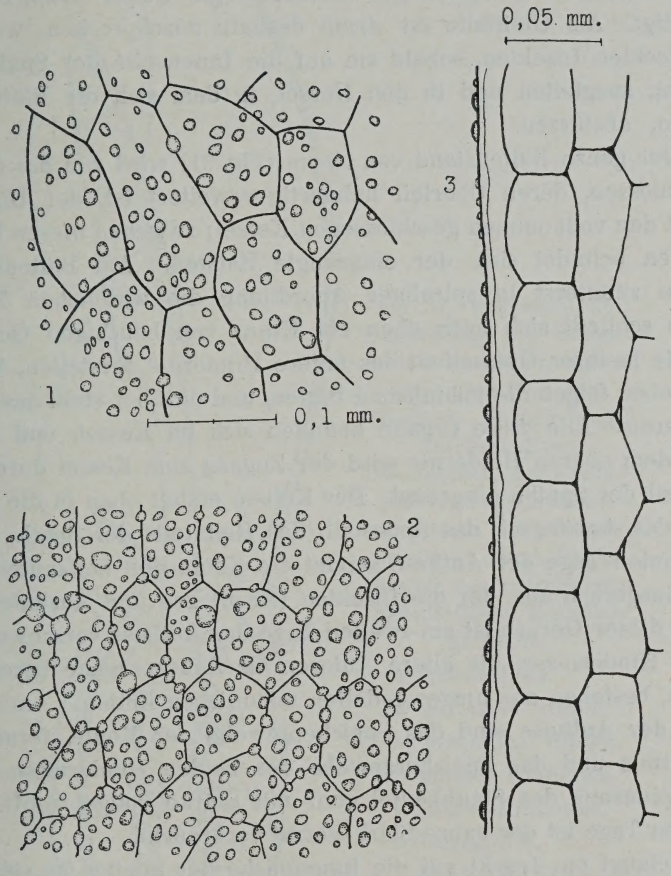


Fig. 30. *Stanhopea tigrina*; Epichil. *1* Epidermis der Unterseite mit Öltröpfchen (Flächenschnitt); *2* Epidermis der Oberseite mit Öltröpfchen (Flächenschnitt); *3* Längsschnitt durch die obere Epidermis. (Nach Pohl.)

kübelartig erweiterten, mit Flüssigkeit erfüllten Teil des Labellums, aus dem sie einen einzigen Ausweg haben, der bei den Pollinien und der Narbe vorüberführt.

Jene Blume, bei der Knoll (1926, S. 387) den Begriff der „Gleitfallenblumen" aufgestellt hat, ist der Blütenstand von *Arum nigrum*. Knoll hat durch seine Untersuchungen eine Reihe von Irrtümern über die Bestäubungseinrichtungen richtiggestellt und sich eingehend mit der gesamten Blütenökologie dieser *Arum*-Art beschäftigt. Als Gleitfalle ist *Arum* deshalb anzusprechen, weil die angelockten Insekten, sobald sie auf die Innenseite der Spatha gelangen, ausgleiten und in den Kessel, in dem sich die Blüten befinden, abstürzen.

Der ganze Blütenstand von *Arum* (Fig. 31) wird von der Spatha umschlossen, deren Oberteil helmartig erweitert ist, der Unterteil bildet den vollkommen geschlossenen Kessel; zwischen diesen beiden Stücken befindet sich der eingeengte Halsteil. Am Blütenkolben stehen zuunterst in spiraliger Anordnung die weiblichen Blüten, daran schließt sich nach oben ein Kranz von bauchigen Gebilden an, die in ihrer Gesamtheit das untere Hindernis darstellen. Weiter nach oben folgen die männlichen Blüten, und darüber steht das obere Hindernis. Alle diese Organe befinden sich im Kessel, und knapp über dem oberen Hindernis wird der Zugang zum Kessel durch den Halsteil der Spatha eingeengt. Der Kolben endigt oben in die Keule oder das Anhängsel, das innerhalb des Helmteils der Spatha steht. Am ersten Tage der Anthese sendet die Keule den bekannten starken Aasgeruch aus, der die Insekten (Aasfliegen und Aaskäfer) anlockt; dieser Geruch ist am zweiten Tage der Anthese verschwunden. Beide Hindernisse, die ältere Autoren als Reusenorgane bezeichnet haben, bestehen aus umgewandelten männlichen Blüten. Am ersten Tage der Anthese sind das Speichergewebe der Keule, ferner die Epidermis und das Speichergewebe der beiden Hindernisse sowie die Epidermis der Staubbeutel ganz mit Stärke vollgepfropft. Am zweiten Tage ist der ganze Stärkevorrat verbraucht.

Gelangt ein Insekt auf die Innenfläche der Spatha, so stürzt es in den Kessel, aus dem es bis zum zweiten Tage nicht entweichen kann. Dasselbe erfolgt, wenn sich ein Insekt auf der Keule niedersetzt. Alle Behauptungen früherer Beschreiber, daß die Tiere freiwillig das Innere des Kessels aufsuchen, um ihn als Zufluchtsort zu benutzen, ferner, daß der Kolben als Führungsstange zum Kessel diene oder daß die Insekten den Kessel der Wärme wegen aufsuchen, entspricht nicht den Tatsachen. Die Fliegen und Käfer ge-

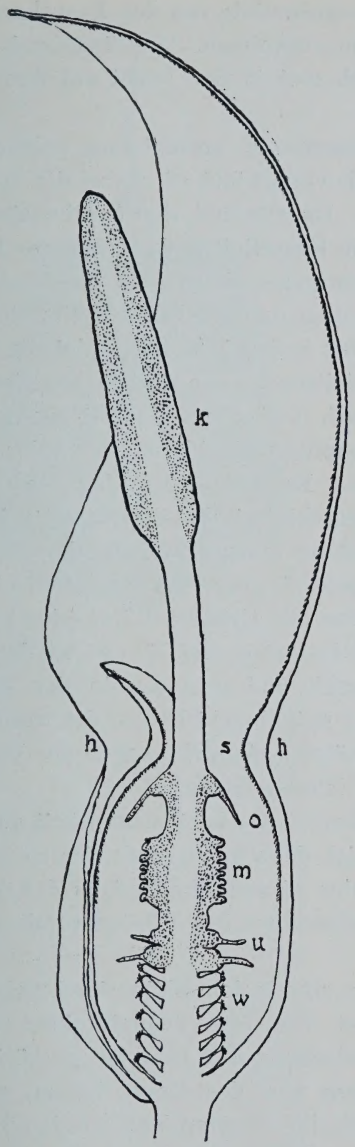


Fig. 31. Schematische Darstellung des Blütenstandes von *Arum nigrum* am ersten Tag der Anthese. Spatha längs durchschnitten. Die Papillen der Epidermis sind schematisch angedeutet. Der Stärkegehalt ist durch Punktierung der betreffenden Schnittfläche kenntlich gemacht.

h Spatha-Hals,
w weibliche Blüten,
m männliche Blüten,
u unteres Hindernis,
o oberes Hindernis,
s Sturzpforte,
k Keule mit Stiel.

(Nach Knoll.)

langen stets infolge eines Absturzes, also unfreiwillig in den Kessel. Am ersten Tage der Anthese befindet sich der ganze Blütenstand im weiblichen Zustand, d. h. die Narben der weiblichen Blüten sind

frisch, feucht und sternförmig ausgebreitet; von den Besuchern mitgebrachter Pollen kann auf ihnen auskeimen. Die Staubbeutel sind noch geschlossen und öffnen sich erst in der Nacht auf den zweiten Tag.

Die Epidermis der Spathainnenseite besteht aus polygonalen Zellen, deren Außenwand papillös vorgewölbt ist, wobei die Papillen gegen die Basis gerichtet sind. Im Oberteil der Spatha sind die Papillen verhältnismäßig flach, im Kesselteil in der Nähe des Halses sind sie am längsten, während sie gegen den Boden des Kessels zu fast flach sind. Alle Epidermiszellen der Spathainnenseite sind mit kleinen Tröpfchen eines fetten Öls bedeckt. Somit bildet die ganze Innenseite der Spatha eine Gleitzone. Die Epidermiszellen der Hindernisorgane sind außen flach und ebenfalls mit kleinen Öltröpfchen bedeckt und auch die papillösen Epidermiszellen der Keule und des Stieles scheiden Öl aus. Es sind also auch diese Organe für Insekten ungangbar. Diese geschilderte Beschaffenheit zeigt die Epidermis der verschiedenen Organe am ersten Tage der Anthese. Insekten, die sich auf der Innenseite der Spatha oder vielleicht auch auf der Keule niederlassen, stürzen ab. Größere Käfer oder Fliegen werden vom oberen Hindernis aufgehalten und können wieder wegfliegen; kleinere aber fallen durch und gelangen in den Kessel. Hier können sie, wenn sie Pollen mitgebracht haben, die weiblichen Blüten bestäuben. Entweichen können sie nicht wegen der Ungangbarkeit der Kesselwand und der Hindernisorgane.

Über Nacht platzen die Antheren, der Blütenstaub tritt aus und fällt zum Teil herunter, wo er sich dann am Grunde des Kessels in kleinen Häufchen ansammelt. Dies ist auch die Zeit, in der die gefangenen Insekten beim Herumkriechen ihren Körper mit Pollen beladen.

Am zweiten Tage der Anthese sind in dem Blütenstand mehrfache Veränderungen vor sich gegangen. Die Keule sendet keinen Geruch mehr aus, wodurch auch die Anlockung der Insekten aufhört. Die Epidermiszellen des Keulenstieles und der Keule haben, ebenso wie die der Staubbeutel, ihre Stärke verloren und werden schlaff. Ebenso schrumpfen die Epidermiszellen der beiden Hindernisse, wodurch diese Organe jetzt für die Insekten gangbar werden, und an ihnen entlang finden die Tiere am zweiten Tage der Anthese auch tatsächlich wieder den Weg ins Freie. Die Epidermis der Kessel-

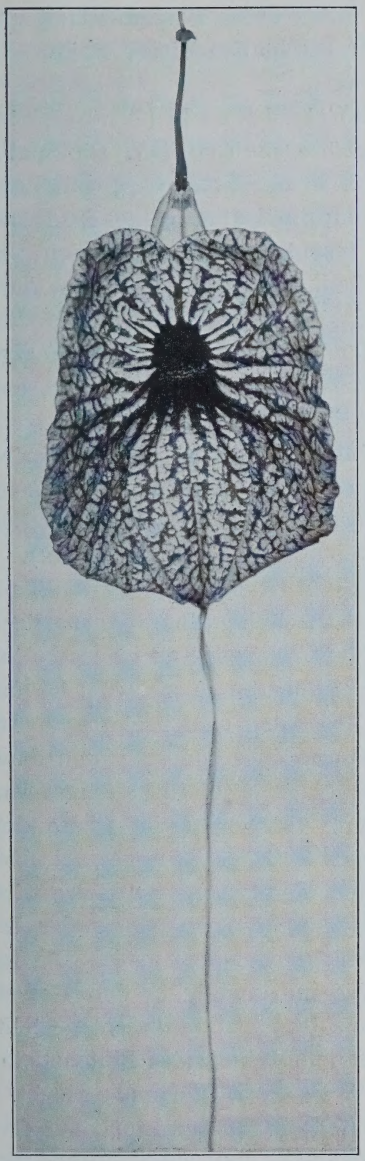


Fig. 32. Blüte von *Aristolochia grandiflora* von vorne.
Der dunkle Fleck hinter dem Eingang ist der Hintergrund.

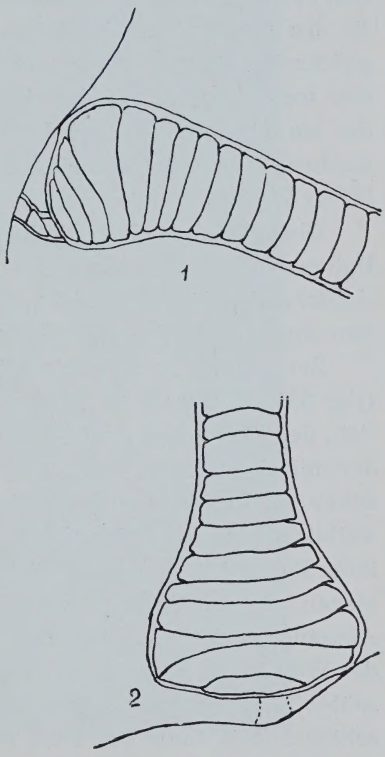


Fig. 33. Reusenhaar aus der Blüte von *Aristolochia grandiflora*.
1 der Basalteil eines Haares von der Seite und
2 von vorne.

wand hat auch noch zu dieser Zeit ihre frühere Beschaffenheit und ist daher weiterhin ungangbar. Ein Erschlaffen dieser Epidermiszellen tritt erst nach einigen Tagen ein.

Eine andere Aroidee, deren Blütenstand Knoll (1929) als eine Gleitfallenblume erkannt hat, ist *Cryptocoryne Griffithii*. Die Spatha gleicht hier sowohl in der Farbe wie in der Form ganz auffallend dem Perianth einiger *Aristolochia*-Arten; die Spatha ist hier die Trägerin des Aasgeruches, durch den die Insekten angelockt werden, und gleichzeitig stellt sie durch ihre Steilstellung die Gleitfläche dar. Auch hier werden an der Epidermis der Spatha Tröpfchen ausgeschieden, die sie für Insekten mit Haftscheiben an den Beinen ungangbar machen. Die Tröpfchen sind aber hier nicht Öl, sondern im wesentlichen Wasser.

Gleichfalls zu den Gleitfallenblumen sind nach den neuesten Untersuchungen von Knoll (1929) eine Anzahl Arten der Gattung *Aristolochia*, die man bisher hinsichtlich ihrer blütenbiologischen Einrichtungen zu den Kesselfallenblumen gezählt hat, zu stellen[1]).

Bei einigen *Aristolochia*-Arten, wie *A. clematitis*, *A. grandiflora* (Fig. 32), *A. elegans*, *A. ringens* u. a. ist zwischen dem fahnenartigen Teil, der Lippe, und dem Kessel noch ein röhriger Teil eingeschaltet, der mit eigenartigen Haaren, den Reusenhaaren, ausgestattet ist und daher als Reuse bezeichnet wird. Die Blüten sind proterogyn. Im weiblichen Zustand sind die Reusenhaare steif und starr und dank ihres Baues (Fig. 33) nur in der Richtung gegen den Kessel zu abzubiegen. In entgegengesetzter Richtung versperren die Haare den Ausgang, so daß Insekten, die in diesen Teil der Blüte gelangt sind, der Weg ins Freie versperrt wird. Über den Bau dieser Haare wird später noch einiges nachgetragen werden. Die Anlockung der Insekten erfolgt durch den Duft, der aasartig oder kotartig ist. Die Insekten gelangen auch bei *Aristolochia* unfreiwillig in den Kessel. Die als Gleitfläche ausgestaltete Lippe ist meist senkrecht gestellt, was bei der Entwicklung der Blüte durch Drehung des Blütenstieles bewirkt wird. Gelangen z. B. bei *A. grandiflora* (Cammerloher 1923 c, S. 191) Fliegen beim Herumkriechen auf der Lippe auf den Hintergrund, der ebenfalls mit den erwähnten Reusenhaaren bedeckt

[1]) Zur Zeit der Abfassung dieses Buches liegt über diese Untersuchungen von Knoll nur die angeführte Mitteilung vor, die ein kurzer Auszug eines Vortrages ist.

ist, so stürzen sie blitzschnell nach unten. Auf dieser dicht mit Haaren bedeckten, senkrecht gestellten Fläche können die Fliegen nirgends Fuß fassen und gleiten ab, und zwar mit einer solchen Schnelligkeit, daß sie, noch ehe sie von ihren Flügeln Gebrauch

Fig. 34. Blüte von *Aristolochia ringens*.
Die Unterlippe ist horizontal gestellt und *V*förmig eingeknickt.

machen können, bereits in die Reuse gelangt sind, aus der sie dann in den Kessel gelangen. Die Epidermis der Gleitfläche sowie auch die Reusenhaare sind nun, wie K n o l l (1929, S. (11)) festgestellt hat, mit einem körnigen bis schmierigen Wachsüberzug versehen, der sich leicht ablöst, die Haftscheiben an den Beinen der Insekten verklebt und dadurch unbrauchbar macht. K n o l l ist auch der Ansicht,

daß, wenn die Reusenhaare vollständig fehlen würden, allein durch den Wachsüberzug die gleiche Fangwirkung in den Blüten erreicht würde. Tatsächlich fehlen bei vielen Arten, wie *A. sipho*, *A. tricaudata*, *A. arborea* die Reusenhaare. In diesen Fällen wird also der Absturz der Insekten wahrscheinlich durch Wachsüberzüge allein bewirkt. Bei *A. ringens* (Fig. 34) aber, deren Geruch auffallend an den faulender Fische erinnert, finden wir eine kleine Oberlippe, die meist senkrecht gestellt ist und die oben in eine verbreiterte Fahne übergeht; ihr unterer Teil ist verhältnismäßig schmal und an der Innenseite mit den erwähnten Reusenhaaren bedeckt. Allein dieser Teil der Blüte dürfte schon wegen seiner Schmalheit nur wenig zum Insektenfang beitragen. Die Unterlippe dagegen ist groß, V-förmig geknickt und horizontal gestellt. Hier würde ein Wachsüberzug allein kaum genügen, um die Fliegen zum Sturz in die Reuse zu bringen. Aber auch die Unterlippe ist an ihrer Innenseite mit den Reusenhaaren dicht ausgekleidet; sie stehen hier etwas schräg in der Richtung gegen die Reuse zu und zeigen ähnlichen Bau wie die von *A. grandiflora* (Fig. 33). Fliegen, die sich auf die Unterlippe setzen — der Insektenfang wurde von mir wiederholt beobachtet und auch absichtlich herbeigeführt, um genau verfolgen zu können, wie die Tiere in den Kessel gelangen —, beginnen sofort heftig zu arbeiten, um aus den über ihnen sich schließenden Haaren herauszukommen. Dadurch rutschen sie aber immer tiefer gegen den Kiel der kahnförmigen Unterlippe und gleichzeitig, wegen der schiefen Stellung der Haare, immer mehr gegen die enge Röhre der Reuse zu. Einmal hier angelangt, gleiten sie ganz plötzlich durch die Reuse und in den Kessel.

Die Längsachse des Kessels steht bei den meisten *Aristolochia*-Arten im Winkel zur Achse des Reusenteiles gestellt. Am Ende des Kessels befindet sich die Staubblattnarbensäule, um die herum eine helle Gewebspartie, das Fenster, verläuft, die das Licht gut durchläßt und das sonst dunkle Innere des Kessels erleuchtet. Sind die Insekten einmal in den Kessel gelangt, so begeben sie sich bald in die Gegend dieses hellen Fensters, wo sie, wenn sie Pollen mitgebracht haben, diesen an den Narben abstreifen und die Befruchtung bewirken können. In dieser Gegend befindet sich bei *A. grandiflora* auch ein Nektarium, das derart gestellt ist, daß Fliegen, die hier Honig lecken, mit dem Rücken die Narbenlappen berühren (Cam-

merloher 1923c, S. 191). Die Narbenlappen schließen sich gegen Abend des ersten Tages der Anthese.

Am zweiten Tage der Anthese sind die Narbenlappen fest geschlossen, so daß zu dieser Zeit eine Befruchtung nicht mehr möglich ist. Die Antheren platzen, und der Pollen fällt teilweise aus und liegt in kleinen Häufchen auf dem Grunde des Kessels. Die Reusenhaare sind verschrumpft und setzen jetzt den Insekten kein Hindernis auf dem Weg aus der Blüte mehr entgegen. Nach Knoll sind nun aber auch die mit Wachs überzogenen Epidermiszellen schlaff und weich, so daß die Insekten die Krallen ihrer Beine beim Aufwärtsklettern mit Erfolg benützen können. Es fehlt den Blüten nun auch der Aasgeruch, weshalb zu dieser Zeit keine Insekten mehr angelockt werden. Die im Kessel gefangenen und mit Pollen bepuderten Fliegen gelangen schließlich ins Freie.

Der Gesamtkomplex an Fangeinrichtungen und das Zusammenspiel aller mit der Bestäubung im Zusammenhange stehenden Vorgänge bei *Aristolochia* bedürfen, trotzdem bis vor kurzem diese Blüte blütenbiologisch vollkommen gedeutet zu sein schien, gerade wegen der neuen Gesichtspunkte, die Knoll aufgezeigt hat, noch weiterer gründlicher Untersuchungen.

Der Typus der Gleitfallenblume findet sich wiederholt in der Familie der Asclepiadaceen bei der Gattung *Ceropegia*. L. Müller (1926), die *C. Woodii* und *C. debilis* untersucht hat, stellt die beiden Blüten zwar noch zu den Kesselfallenblumen, aber die von ihr gefundenen Einrichtungen sind eine Gleitfalle im Sinne Knolls. Im Höhepunkt der Anthese steht die Blüte von *C. Woodii* vertikal aufgerichtet. Die wichtigsten Teile sind der purpurrot gefärbte Aufsatz, der enge Röhrenteil, der dunkelrot gefärbte Kessel und das Kesselfenster. Im Kessel befindet sich die sogenannte Korona mit den Geschlechtsorganen. Der Geruch der Blüte ist so schwach, daß er nicht näher bestimmt werden kann. Die Epidermiszellen des Eingangs in die Röhre zeigen bogig nach innen gekrümmte, zahnförmige Papillen; ebenso ist die ganze Innenepidermis des Röhrenteils papillös (Fig. 35). An der Übergangsstelle von der Röhre in den Kessel stehen dicht gedrängt nach abwärts gerichtete Haare, die zur Zeit der Vollblüte steif borstenförmig sind und den in den Kessel gelangten Insekten den Ausgang versperren. Später verlieren diese Sperrhaare ihre Steifheit und kräuseln sich. Die Innenepidermis des

Kessels ist papillenfrei. Sowohl die Randpapillen wie die Innenepidermis des oberen Röhrenteils ist mit Wachs überzogen. Die Papillen wirken ökologisch als Rüttelpapillen (Knoll 1914a, S. 489). Das Abgleiten kleiner Mücken im Röhrenteil wurde von Müller (1926, S. 804) beobachtet. Die Gleitfalle ist der vertikal gestellte Röhrenteil mit seinen Papillen und dem Wachsüberzug an der Innenepidermis. Als Bestäuber beobachtete Delpino (1869, S. 233) *Gymnopa rondani*, von denen einige die Pollinien am Rüssel

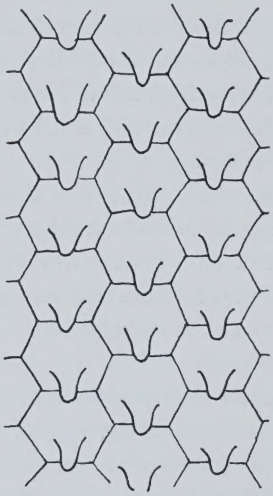


Fig. 35. Papillen aus dem oberen Röhrenteil von *Ceropegia Woodii*. (Nach L. Müller.)

trugen. Auch L. Müller sah Mücken (*Ceratopogon* spec.) mit Pollinien an den Mundwerkzeugen.

Diese Art der Befestigung von Pollinien mit Hilfe von Klemmkörpern an den Beinen oder Mundwerkzeugen von Insekten ist eine Eigentümlichkeit der Familie der Asclepiadaceen. Die meisten Blüten mit solchen Einrichtungen gehören nach H. Müller zu einer eigenen Blumenklasse, zu den Klemmfallenblumen. Die Klemmkörper der Asclepiadaceen sind hornartige kleine Platten, an denen mit feinen Fäden die Pollinien je einer Antherenhälfte zweier benachbarter Antheren befestigt sind. Diese Klemmkörper heften sich an die Beine oder die Mundwerkzeuge der blütenbesuchenden Insekten, die dann beim Verlassen der Blüte die Klemmkörper samt den Pollinien herausreißen und an ihrem Körper zu anderen Blüten tragen.

Die Klemmkörper haften sehr fest an den Körperteilen der Insekten, und auch die Pollinien stecken verhältnismäßig fest in den Antherenfächern. Die Insekten werden beim Besuch solcher Blüten durch das Hineingeraten in diese Fußangel sichtlich erschreckt. *Xylocopa latipes*, die sonst beim Blütenbesuch sehr ruhig und auch lange an den Blüten verweilt, fliegt beim Besuch von *Calotropis gigantea*, einer javanischen Asclepiadacee, immer gleich wieder ab. Dabei ist ihr Flug rasch und sie entfernt sich im großen Bogen von der Pflanze, wie sie es sonst macht, wenn sie beim Blütenbesuch durch Menschen aufgescheucht wird. Einmal beobachtete ich eine solche

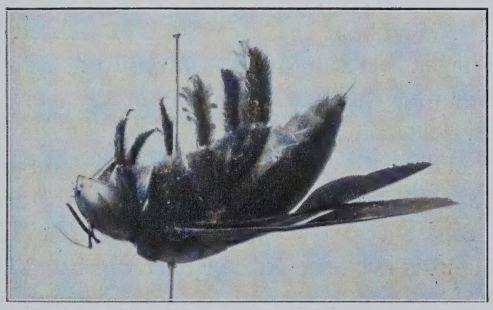


Fig. 36. *Xylocopa latipes* mit Pollinien von *Calotropis gigantea* am rechten Mittel- und Hinterbein; etwas vergrößert.

Xylocopa, wie sie von der Blüte abflog, sich dann aber auf einem Zweig niederließ und durch Reiben der Beine am Zweig den Versuch machte, die Pollinien von den Beinen zu entfernen. Nach einiger Zeit kehrt aber *Xylocopa* immer wieder zu den honigreichen Blüten zurück, wobei sie immer neue Pollinien aus den Blüten herauszieht. Die zahlreichen Pollinien, die oft an den Beinen eines einzigen Individuums festsitzen (Fig. 36), und der reiche Fruchtansatz dieser nur von *Xylocopa latipes* besuchten Asclepiadacee liefern einen Beweis für das sichere Funktionieren dieser Blüteneinrichtung.

Unter Umständen bringen aber Ascepiadaceenblüten, wenn sie von zu schwachen Tieren besucht werden, diesen den Tod. In einem Garten in Rovigno (Istrien), in dem eine ausländische *Periploca*-Art mit großen weißen Blüten als Zierpflanze gezogen wurde, wurden die Blüten sehr eifrig von Honigbienen besucht. Beim Honigsaugen gerieten sie mit den Beinen oder dem Rüssel in die Klemmkörper,

hatten aber nicht die Kraft, die fest sitzenden Pollinien herauszureißen. Die Tiere blieben dann in den Blüten hängen und gingen zugrunde. Die Blüten dieser *Periploca* waren mit Hunderten von Bienen, die nicht mehr loskamen, bedeckt. An einer Blüte fing sich auch ein Taubenschwanz, der ebenfalls zu schwach war, um die Pollinien herauszuziehen. Er war mit dem Rüssel im Klemmkörper hängengeblieben und ging zugrunde.

H. Müller (nach Knuth *1*, S. 158) zählt auch die *Cypripedium*-Arten zu den Klemmfallenblumen. Hier werden aber die ganzen Insekten in der Unterlippe der Blüten festgeklemmt. Auch die Blüten von *Pinguicula alpina* sind in gewissem Sinne Klemmfallenblumen (H. Müller 1881 b, S. 352). Die Blüten werden von mittelgroßen Fliegen besucht, die mit ihrem Kopf weit in den Sporn vordringen. Hier finden sie zwar keinen Honig, aber kleine, saftige Drüsenköpfchen scheinen ihnen hier Nahrung zu spenden. Auf der Bauchseite der Blütenröhre stehen steife, gegen den Sporn zu gerichtete Haare, die das Hineinkriechen zwar zulassen, aber dem nach rückwärts die Blüten verlassenden Insekt den Ausweg erschweren. Die Tiere drücken daher ihren Körper nach oben und kommen dabei mit den Geschlechtsorganen der Blüte in Berührung. Auch bei den Blüten von *Pinguicula alpina* kommt es, wie H. Müller berichtet, vor, daß Fliegen, die zu groß sind, in der Blüte festgeklemmt werden und, wenn sie zu schwach sind, um über die Sperrhaare hinwegzukriechen, steckenbleiben und verhungern.

Über Täuschblumen, die besuchenden Insekten durch glänzende Köpfchen Honig vortäuschen, wie dies bei *Parnassia palustris* der Fall sein soll, wurde schon kurz auf Seite 60 berichtet. In diese Blumenklasse gehören dann natürlich auch jene Blüten, die durch ihren Aasgeruch Fliegen anlocken und diesen dadurch Aas vortäuschen. Eine Reihe dieser Blüten und Blütenstände werden aber wegen ihrer besonderen Einrichtungen in andere Blumenklassen eingereiht, wo sie ja auch bereits besprochen wurden.

Bei *Paris quadrifolia* werden die Fliegen ebenfalls durch den widrigen Geruch angelockt. Daß der schwarzpurpurne Fruchtknoten, wie H. Müller meint, anlockend auf die Fliegen wirke, ist nach all dem, was über Fernanlockung von Fliegen bereits in früheren Abschnitten gesagt wurde, unrichtig.

Als typisches Beispiel einer Schwebfliegenblume führt Knuth (*1*, S. 161) *Veronica chamaedrys* und andere *Veronica*-Arten an. Das Charakteristische dieser Blüten besteht nun darin, daß der Griffel aus der Blütenmitte, wo sich der Zugang zum Nektarium befindet, schräg nach unten ragt und auch die Staubgefäße schief nach rechts und links unten auseinanderlaufen. Die Schwebfliegen schweben beim Blütenbesuch erst eine Zeitlang vor den Blüten, dann umfassen sie mit den Beinen die Staubgefäße und biegen sie dabei so in der Richtung der Blütenachse, daß die Staubbeutel unter ihre Bauchseite zu liegen kommen. Durch die Stellung des Griffels berührt auch die Narbe die Bauchseite der besuchenden Schwebfliege. Auch *Circaea*-Arten bezeichnet Knuth als echte Schwebfliegenblumen. Die *Veronica*-Arten werden auch von Honigbienen und Hummeln besucht. Allerdings werden bei diesen Besuchen die Geschlechtsorgane der Blüte nicht in der oben angegebenen Weise durch das besuchende Insekt an den Körper angedrückt. Doch bewirken auch diese Blütenbesuche eine Befruchtung, da sowohl die Honigbiene wie die Hummeln lange auf den Blüten herumkriechen und dabei mit Staubbeuteln und Narbe in Berührung kommen.

Die letzte Blumenklasse, die H. Müller aufgestellt hat, sind die Kleinkerfblumen. Er bezeichnet als solche kleine, winzige Blüten, die von ganz kleinen, 1 bis 1½ mm langen Insekten aus allen Ordnungen besucht und bestäubt werden und führt als Beispiel *Herminium monorchis*, eine Orchidee mit kleinen, gelblichgrünen, stark duftenden Blüten an. Nur kleinsten Insekten ist es möglich, in die Blüten einzukriechen und beim Saugen des Nektars und beim Herumkriechen die Pollinien mitzunehmen und in andere Blüten zu übertragen.

4. Die anatomische und physiologische Untersuchung

Schon in früheren Abschnitten wurde zu wiederholten Malen auf Einzelheiten im Bau der Blütenorgane und auf Vorgänge im Verlaufe des Blühens Bezug genommen, deren Verständnis uns nur durch eingehende anatomische oder physiologische Untersuchung ermöglicht wurde. Es erscheint daher angezeigt, auch über Ergebnisse in dieser Richtung an Hand von Beispielen zu berichten, um zu zeigen, welche Fragen durch anatomische und physiologische Arbeitsmethoden zu

lösen sind. Es ist ganz unmöglich bei der Fülle derartiger Arbeiten, in diesem Rahmen eine vollständige Aufzählung auch nur der Literatur zu geben. Es muß genügen, die Ergebnisse einiger wichtiger und interessanter Untersuchungen anzuführen, um dadurch zu zeigen, worauf das Augenmerk der Blütenbiologie gerichtet ist, welche Klarstellungen durch derartige Untersuchungen gewonnen wurden und auch welche Ergänzungen noch wünschenswert oder notwendig wären.

a) Staubgefäße und Blütenstaub

Eine der interessantesten Blüten, deren Bestäubung ohne Insektenhilfe ausgeschlossen ist, ist die Blüte verschiedener *Salvia*-Arten. Wir finden hier ganz eigenartig gebaute Staubgefäße, die in bestimmter Weise von den besuchenden Insekten (meist Hummeln) bewegt werden, wodurch die Antheren dem Insektenkörper angepreßt werden und dabei der Pollen auf den Rücken der Insekten aufgedrückt wird. Die ganze Einrichtung, die als ein Hebelwerk ausgebildet ist, war schon Sprengel (1793, S. 58 ff.) bekannt. Am schönsten ist das Spiel der Staubgefäße an der bei uns heimischen *Salvia glutinosa* zu verfolgen. Die Filamente der beiden Staubgefäße sind rechts und links in der Kronröhre angewachsen. Auf der Spitze der Filamente sitzen die Konnektive auf, und zwar meist beweglich. Letztere sind lang, fadenförmig gestaltet, und jedes besitzt zwei Schenkel. Die beiden längeren Schenkel der zwei Konnektive laufen parallel im Bogen unter der helmartigen Oberlippe der Blumenkrone (bei *S. austriaca* laufen diese beiden Schenkel erst nach außen auseinander und nähern sich dann wieder mit den Spitzen) und tragen an ihrer Spitze die Staubbeutel. Die kürzeren Arme der Konnektive gehen nach unten, verbreitern sich zu Platten, die oft miteinander verwachsen sind. Die beiden Platten sind so gestellt, daß sie den Eingang zur Kronröhre vollkommen verschließen. Eine besuchende Hummel drückt nun mit dem Kopf gegen diese Platten und schiebt sie gegen das Innere der Kronröhre. Da die beiden Konnektiväste drehbar am Filament befestigt sind, werden nun die Antheren tragenden Schenkel aus der Oberlippe nach unten geschlagen und berühren den Rücken der Hummel.

Im zweiten Entwicklungszustand der Blüte — sie ist proterandrisch — ist der Griffel, der zuerst in der Oberlippe geborgen ist, nach unten gebogen, und die beiden Narbenäste spreizen auseinander.

Die Narbe steht jetzt so tief, daß sie von einer in die Blüte einkriechenden Hummel mit dem Rücken gestreift wird. Dies in kurzen Worten die bekannte Einrichtung des ganzen Bestäubungsapparates bei *Salvia* (Fig. 37).

Eine vergleichend-morphologische Studie Hildebrands (1865 bis 1866) beschäftigt sich mit dem Bau der Staubgefäße bei verschiedenen *Salvia*-Arten. Der Bautyp der Hebelvorrichtung ist bei allen untersuchten Arten derselbe. Meist finden sich bewegliche, also drehbare Konnektive, welche durch Druck auf die sterilen Konnektivschenkel die Antheren aus der Oberlippe nach unten heraus-

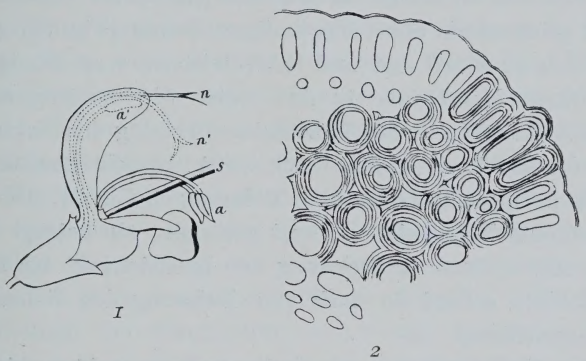


Fig. 37. 1 Blüte von *Salvia pratensis*, durch Einführung eines Stäbchens *s* die oberen Konnektivschenkel mit den Antherenhälften *a* herabgedrückt, *a'* dieselben in der Ruhelage, *n* Narbe im männlichen, *n'* im weiblichen Zustand der Blüte. 2 Querschnitt durch das Gelenkstück. (Nach Correns.)

treten lassen. Bei *S. verticillata* sind die unteren Konnektivschenkel sehr schwach ausgebildet, sie enden spitz, ohne Platte, und sind auch nicht miteinander verbunden und verschließen auch nicht den Zugang zur Röhre; auch sind die Konnektive unbeweglich. Diese *Salvia* wird von Bienen besucht. Wenn diese nun in die Blüte eindringen, drücken sie mit dem Kopf gegen die Oberlippe und biegen diese zurück, wodurch die Antheren frei werden und den Kopf des Insekts berühren. Auch bei *S. triangularis* sind die Konnektive unbeweglich. Andere Arten wie *S. patens*, *S. austriaca*, *S. tubiflora* haben Staubgefäße, die aus der Oberlippe hervorragen. Bei *S. patens* und *S. austriaca* sind die Konnektive beweglich. Bei *S. tubiflora* stehen Antheren und Narbe nahe beisammen. Hier sind die unteren

Konnektivschenkel wohl löffelartig verbreitert, liegen aber ganz dem Rücken der Blumenkronröhre an und versperren daher nicht die Röhre. Hildebrand vermutet, daß Insekten oder vielleicht auch der Wind diese Art befruchten. In diesem Falle sind aber Vögel die Bestäuber, die mit der Schnabelwurzel oder der Stirne Antheren und Narbe berühren, wenn sie den Schnabel in die Röhre einführen.

Correns (1891 b) untersuchte bei einer Anzahl *Salvia*-Arten den Blütenbau, und zwar sowohl bei solchen, bei denen eine feste Verbindung zwischen Filament und Konnektiv besteht, als auch bei solchen, bei denen hier ein bewegliches Gelenk eingeschaltet ist.

Dieses Gelenk ist bei *Salvia pratensis* ein echtes Torsionsgelenk. Es besteht größtenteils aus dickwandigen Zellen (Fig. 37, 2), deren Membran sich aber mit Jod und Schwefelsäure weit weniger bläut als die übrigen Membranen in der Blüte. Sie besitzen außerdem eine große Dehnbarkeit. Bei künstlicher Drehung des Gelenkes von 180° wird die Elastizitätsgrenze noch nicht überschritten, und dabei erleiden die peripheren Zellen eine Dehnung von 320%. Die Torsion beim Besuch durch Insekten ist weit geringer; sie beträgt da meist nur 35 bis 60°, wobei eine Dehnung von höchstens 28 bis 68% eintritt. Außerdem erfolgt da noch eine Dehnung des Gelenkkissens in der Längsrichtung.

Im wesentlichen stimmen auch die anderen untersuchten Arten im Bau des Gelenks mit *S. pratensis* überein.

Bei verschiedenen Blüten sind reizbare Staubblätter bekannt, und diese Reizbarkeit wurde in der blütenbiologischen Literatur meist als eine zweckmäßige Einrichtung für die Bestäubung gedeutet. Goebel (1924) hat sich eingehend damit beschäftigt aufzuklären, inwieweit die Reizbarkeit der Staubblätter als nützlich für die Bestäubung bezeichnet werden kann. Eines der bekanntesten Beispiele ist *Berberis*. In der offenen Blüte von *Berberis vulgaris* liegen die Staubgefäße abgespreizt als Kranz um den Fruchtknoten. Bei Erschütterung oder bei Berührung der Innenseite der Filamentbasis schnellen die Staubgefäße gegen den Fruchtknoten und berühren mit den Antheren den Rand der Narbe. Der gleiche Erfolg wird erzielt, wenn man die Filamente mit Chloroform, Essigsäure oder durch Elektrizität oder Wärme oder mit anderen Mitteln reizt. Solange die

Blütenbiologie rein teleologisch arbeitete, wurde diese Reizbarkeit je nach der Einstellung des Beobachters als Einrichtung zur Erzielung einer Selbstbestäubung oder einer Fremdbestäubung angesehen. Dem stoßempfindlichen Schwellgewebe an der Basis der Filamentoberseite kommt aber eine ganz andere Bedeutung zu. In der Knospenlage liegen die Filamente der Länge nach dem Fruchtknoten an. Bei der Entfaltung spreizen die Staubgefäße nun nicht dadurch aus, daß einfach das Gewebe an der Oberseite der Filamente stärker in die Länge wächst, sondern dadurch, daß sich das genannte Schwellgewebe ausdehnt. Bei mechanischer oder chemischer Reizung tritt aber eine Verkürzung dieses Schwellgewebes ein, wodurch dann das betreffende Staubgefäß mit einem Ruck nach innen schlägt. In der Natur kann eine derartige Reizung durch ein besuchendes Insekt bewirkt werden, ohne daß aber deswegen die Reizempfindlichkeit der Filamente eine Anpassung an die Bestäubung darstellt.

Ähnlich verhält es sich auch bei den reizbaren Staubgefäßen anderer Blüten, z. B. von *Opuntia*, *Cereus*, *Anhalonium* und anderen Kakteen, *Sparmannia*, *Abutilon* usw. Bei *Cistus salvifolius* verursacht eine kräftige Verbiegung der Staubblätter nach innen eine Reizbewegung im entgegengesetzten Sinne. Knoll (1914b), der die Reizphysiologie der Staubblätter von *Cistus salvifolius* untersucht hat, kommt zu dem Schlusse, daß die Reizbarkeit der Staubblätter im Haushalt der Blüte zwar entbehrlich ist, daß sie sich aber doch im Dienste der Kreuzbestäubung als nützliche Einrichtung bewährt. Dagegen mißt er der Reizbarkeit der Staubblätter bei *C. villosus* gar keine Bedeutung bei, da die dadurch bedingte Stellungsänderung der Staubblätter zu unbedeutend ist.

Bei anderen Blüten sind die Staubgefäße elastisch gespannt und schnellen, wenn die Filamente berührt werden und die Spannung dadurch ausgelöst wird, in die Höhe. Bei *Kalmia angustifolia* sind die Staubfäden in der Knospe noch sehr kurz. Die Blütenblätter besitzen Aussackungen, in welche bei Verlängerung der Filamente die Antheren zu liegen kommen. Bei der geöffneten Blüte sind dann die Filamente gespannt und, wenn durch Berührung der Staubfäden die Antheren aus den Ausbuchtungen gehoben werden, schnellen die Staubgefäße in die Höhe. Auch diese Einrichtung wurde als zweckmäßig für die Selbst- oder Fremdbestäubung aufgefaßt, ohne daß aber hierfür bis jetzt ein Beweis erbracht worden wäre.

Auch bei der schon früher (S. 70) besprochenen *Posoqueria latifolia* (Fig. 27) finden wir reizbare Staubgefäße. Goebel (1924, S. 395) ist zwar der Ansicht, daß auch hier die Filamente nur unter Spannung stehen, und zwar dadurch, daß die Antheren miteinander verklebt sind. Allein die Auslösung des Schnellmechanismus erfolgt nur dann, wenn die Filamente an der Basis berührt werden; diese Stelle dürfte daher reizempfindlich sein. Bei einem stärkeren Schlag auf die Antheren schnellen die Staubgefäße allerdings auch auseinander. Bei einer so heftigen Berührung werden aber die Filamente so stark verbogen, daß auch ihre Basis in Mitleidenschaft gezogen wird. Ein Versuch, der darauf abzielte zu untersuchen, ob die Staubgefäße nur bei Insektenbesuch auseinanderschnellen oder ob im Laufe der Entwicklung der Blüte auch ohne Berührung der Filamente das Auseinanderweichen der Antheren erfolgt, führte zu dem Ergebnis, daß in Blüten, bei denen durch Überstülpen von Glasglocken eine Berührung der Staubfäden verhindert wurde, die Antheren bis zum Abfallen der Blüten vereinigt blieben. Der auf Seite 70 geschilderte Bestäubungsvorgang spricht dafür, daß in diesem Falle der Schnellmechanismus mit der Bestäubung direkt im Zusammenhange steht. Sind die Staubgefäße einmal auseinandergeschnellt, so ist es einem Schwärmer unmöglich, seinen Rüssel in die Blüte einzuführen, da das mittlere Staubblatt den engen Zugang zur Kronröhre vollkommen verschließt.

Über die Art, wie sich die Antheren öffnen und der Pollen dargereicht wird, gibt eine Untersuchung von Richter (1929) Aufklärung. Die meisten Antheren der Angiospermen öffnen sich durch Längsrisse, wobei meist sehr bedeutende Längs- und Querverkürzungen in den Antherenwänden auftreten und auch vielfach Lageveränderungen der Antheren vorkommen, wodurch diese für den Blütenbesuch durch Insekten in die günstigste Lage gestellt werden. Bei Liliaceen und Amaryllidaceen sind die sehr starken Längszusammenziehungen auffällig, während bei Rosaceen, deren Antheren schon von allem Anfang eine verhältnismäßig kürzere Längsachse besitzen, besonders starke Querschrumpfungen auftreten. Bei den Ranunculaceen treten Schrumpfungen in beiden Richtungen ungefähr gleich stark auf. Die Ränder der Valven krümmen sich aber besonders stark nach außen,

wodurch dann der Pollen auf dem breiten Konnektiv und den zu Wülsten aufgerollten Valven liegt. Bei jenen Ranunculaceen, die eine Annäherung an Windblütigkeit (z. B. *Thalictrum*) zeigen, ist die Längszusammenziehung der Antheren bedeutend geringer. Bei den windblütigen Gräsern und Plantaginaceen ist die Längszusammenziehung sehr gering; hier ist der wichtigste Vorgang die Öffnung der Antheren, um den trockenen Pollen zu entleeren. Antheren, die sich mit Poren öffnen, zeigen entweder nur geringe (z. B. Araceen) oder gar keine (z. B. Ericaceen) Größenabnahme. Bei den Araceen wird der Pollen vielfach in wurstförmigen Massen aus den Antheren gepreßt, während er bei einigen Ericaceen bei der geringsten Erschütterung durch ein Insekt ausgestreut wird. Bei *Rhododendron* wird der durch Viscinfäden zusammenhängende Pollen vom Insekt, wenn es an der Antherenöffnung vorbeistreift, herausgezogen. Bei den mit Längsrissen sich öffnenden Antheren wird der Blütenstaub an den Valven haftend den Insekten als „Staubkolben" dargeboten.

Nach der Art der Pollenentleerung unterscheidet R i c h t e r bei den untersuchten Antheren zwei Hauptgrupppen: aktive Antheren mit Endothecium und passive Antheren ohne Endothecium. Zu der ersten Gruppe gehören alle Antheren mit longicider Öffnungsweise, ferner die Araceen-Antheren mit Spalten oder Poren. In die zweite Gruppe gehört ein Teil der Ericaceen-Antheren. Das aktive Gewebe, das die Eröffnung bei der ersten Gruppe bedingt, ist das Endothecium. Die Zellen dieser Faserschicht sind im vollausgebildeten Zustand mit Verdickungsleisten ausgestattet. Durch die Spannungsunterschiede, die in den Zellmembranen der Faserschicht bei der reifen Anthere auftreten, reißt die Anthere auf, und es treten die erwähnten Längs- und Querverkürzungen auf. Aus der verschiedenen Anordnung und Form der Fasergewebszellen ergibt sich die Verschiedenheit der Richtung und Stärke der Verkürzungen. Infolge der inversen Anordnung der Verdickungsleisten in den Zellen bei verschiedenen Araceen kommt es hier zu keinem Aufreißen der Antheren, sondern zu einem Zusammenpressen derselben, wodurch die Pollenmassen aus den Poren würstchenförmig herausgepreßt werden.

Die Tätigkeit der Endotheciumzellen beruht auf dem Kohäsionszug des Füllwassers und nicht auf einer Membranschrumpfung.

Bei den passiven Antheren mit poricider Öffnungsweise (Ericaceen) tritt entweder gar keine oder nur geringe Formveränderung

und Größenabnahme ein. Bei diesen fehlt aber ein typisches Endothecium. Die Eröffnung der Poren erfolgt durch Zugrundegehen eines bestimmten Gewebes an dieser Stelle.

Die Farbe der Antheren und des Pollens ist meistens gelb. So fand Möbius (1923), daß bei 120 von ihm untersuchten Blüten die Hälfte gelbe Antheren besaß. Außer Gelb tritt aber auch Braun, Rot, Blau, Violett bis Schwarz auf. Nur reines Grün scheint als Antherenfarbe zu fehlen. Die gelbe Farbe der Antheren kann auf sehr verschiedene Art hervorgerufen werden. Sie kann durch Anthoxanthin oder Anthochlor in der Epidermis, der Faserschicht und noch anderen Gewebschichten, durch gelben Pollen, durch gelbes Öl im Tapetum oder gelbgefärbte Membranen und durch Kombination dieser Möglichkeiten bewirkt werden. Die braune Farbe der Antheren wird erzeugt durch Einlagerung roter oder bräunlicher Körnchen in den Faserzellen, durch rote Öltropfen, braungefärbte Membranen, braunen Pollen usw. Braunschwarze Antheren besitzt *Cassia marylandica*. Die rötliche, bläuliche oder violette Färbung beruht meist auf derartig gefärbten Anthokyan in der Epidermis oder auch gelegentlich in den Faserzellen; dabei sind die Pollenkörner meist gelb, können aber auch anders gefärbt sein, wodurch dann der Farbton noch verstärkt wird. Vollkommen farblose Antheren erwähnt Möbius bei *Iris variegata*, *Ribes alpinum*, *R. aureum*, *Yucca filamentosa* u. a.

Von den untersuchten Pflanzen hatte ungefähr die Hälfte gelben Pollen, je 6% hatten bräunlichen, rötlichen oder bläulichen, der Rest hatte farblosen Pollen. Bei den gelben Pollenkörnern beruhte bei ungefähr 80% die gelbe Farbe auf der Gelbfärbung der Exine. Bei den übrigen 20% rührte sie von gelbem Öl her, das an den Körnern haftete. Bräunlichen Pollen hat *Aesculus hippocastanum* und *Pelargonium zonale*. Bei *Adonis aestivalis* ist der Pollen ebenfalls braun; dabei sind die Antheren schwarz, die obere Hälfte der Filamente dunkelviolett und die Narben schwarzpurpurn. Die braune Farbe des Pollens wird durch einen Farbstoff im Innern der Körner bewirkt. Lila ist die Exine durch Anthokyan bei *Goethea Mackoyana* gefärbt; nach Möbius (1927, S. 109) ist dies der einzige bekannte Fall einer durch Anthokyan gefärbten Pollenmembran. Farbstoffe im Innern des Pollenkorns treten selten auf: so Anthoxanthin bei

Caltha palustris, Anthokyan bei *Papaver bracteatum*, Anthophaein bei *Vicia faba*.

Daß die Färbung der Antheren und auch des Pollens blütenökologisch dann von Bedeutung ist, wenn die Blütenblätter anders gefärbt sind, ist nach dem, was wir heute durch die Untersuchungen von v. Frisch und Knoll über die Wirkung der Kontrastfarben wissen, nicht zu bezweifeln. So leuchten z. B. die gelben Antheren bei *Deherainia smaragdina* aus der großen, vollkommen grün gefärbten Blumenkrone sehr auffallend heraus. Bei anderen Blüten mit stark rückgebildeter oder fehlender Blumenkrone, wie z. B. bei *Mimosa-* und *Acacia*-Arten oder bei zahlreichen Myrtaceen, sind die gefärbten Staubbeutel oft der einzige Schauapparat. Oft tritt hier noch auffallende Färbung der Filamente hinzu.

Werden Pollenkörner in Wasser untersucht, so bemerkt man, daß sie bald zu quellen beginnen und dann nach kürzerer oder längerer Zeit entweder Pollenschläuche treiben oder platzen. Bei den Pollenkörnern der verschiedenen Pflanzen ist diese Empfindlichkeit gegen Wasser in verschiedenem Grade vorhanden. Diese Tatsache hat zu jener bekannten Arbeit Kerners (1873) Anlaß gegeben, in der er jene Schutzmittel beschreibt, die in der Blüte vorhanden sind, um die Pollenkörner vor Benetzung durch Wasser zu schützen. Nach Kerner kommen als Schutz verschiedene Haarbildungen oder Anhängsel in Betracht, ferner wird er durch die Form und Stellung der Geschlechtsorgane bewirkt oder durch die Form und Stellung des Perianths oder aber durch die Stellung der ganzen Blüte. Die sehr geistreichen Ausführungen Kerners behielten in der Blütenbiologie beinahe ihre volle Gültigkeit bis in die jüngste Zeit. Hallermeier (1922) untersuchte nun Pollen aus möglichst verschiedenen Familien auf ihre Empfindlichkeit dem Wasser gegenüber und stellt je nach dem Grad der Empfindlichkeit fünf Gruppen auf:

„1. Der höchste Grad von Unempfindlichkeit ist vorhanden, wenn der Pollen im Wasser lebend bleibt, ohne zu platzen und ohne zu keimen (einige Wasserpflanzen, z. B. *Zostera*).

2. Grad. Der Pollen keimt im Wasser, jedoch sehr langsam (Ericaceen, Borraginaceen).

3. Grad. Der Pollen keimt im Wasser rasch, sporadisch kommen Platzungen vor (z. B. Ranunculaceen).

4. Grad. Der Pollen platzt großenteils, ein größerer Teil bildet rasch wachsende Schläuche (Liliaceen, Campanulaceen, Rosaceen).
5. Grad. Der Pollen platzt fast ausnahmslos, nur selten kommt es im Wasser noch zur Pollenschlauchbildung (Linaceen, Caryophyllaceen, Acanthaceen, Geraniaceen, Polemoniaceen, Gramineen)."

Schon bei einem flüchtigen Überblick dieser Liste sehen wir einerseits Pflanzen mit sehr unempfindlichen Pollen (Ericaceen, Bor-

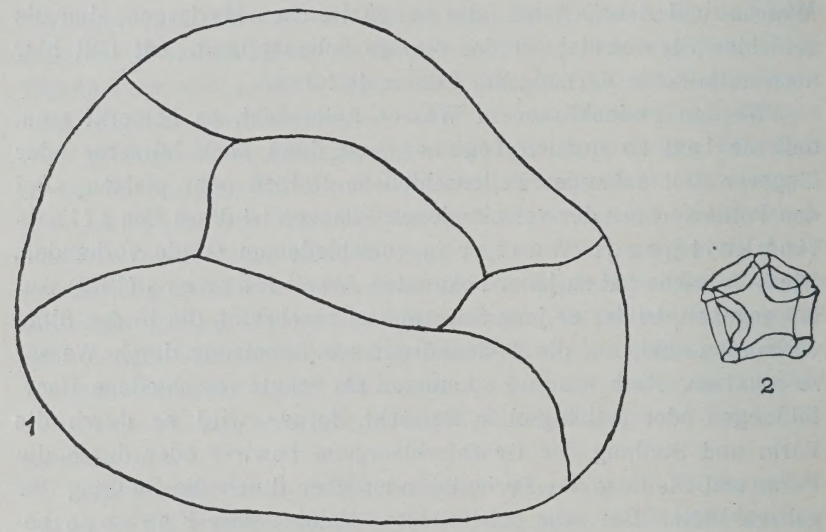


Fig. 38. Pollenkörner von *1 Zea mays, 2 Alnus glutinosa*; beide 800fach vergrößert. (Nach Schoenichen.)

raginaceen), bei denen er aber durch das Hängen der Blüten und andere Einrichtungen sehr gut geschützt ist; anderseits liegt der sehr empfindliche Pollen mancher Pflanzen (Linaceen, Geraniaceen) ganz offen und ungeschützt und verdirbt rasch bei Regen. Geht man auf die Einzelheiten der Hallermeierschen Untersuchungen ein, so zeigt sich, daß eine Parallele zwischen den fraglichen Schutzeinrichtungen und dem Schutzbedürfnis eigentlich nicht vorhanden ist. Es wird daher in Hinkunft gerade bei Deutung bestimmter Blüteneinrichtungen als Pollenschutz eine gewisse Vorsicht notwen-

dig sein und jeweils auch der Pollen darauf zu untersuchen sein, wie er sich im Wasser verhält, wie weit er überhaupt eines Schutzes bedarf.

Schon an anderer Stelle wurde auf den Unterschied zwischen dem Pollen windblütiger und dem insektenblütiger Pflanzen hingewiesen. Der Windpollen zeichnet sich dadurch aus, daß die einzelnen Pollenkörner glatt und trocken sind, weshalb der Pollen ja stäubt und vom Winde leicht vertragen wird. In der Größe variiert der Windpollen stark; daß, wie oft behauptet wird, die

Fig. 39. *Xylocopa confusa* mit Pollinien einer Orchidee (*Vanda*?) auf dem Kopfe. Etwas vergrößert.

Pollenkörner windblütiger Pflanzen immer sehr klein seien, trifft nicht zu (Fig. 38).

Die Pollenkörner insektenblütiger Pflanzen zeigen die verschiedenste Gestalt; sie sind glatt oder mit wabiger Oberfläche oder mit Stacheln versehen. Oft ist die gesamte Pollenmasse zu einem einheitlichen Körper, Pollinium, vereinigt, wie bei den Asclepiadaceen oder Orchideen (Fig. 39). Fast durchwegs zeigt aber der Insektenpollen eine gewisse Klebrigkeit, wodurch er beim Aufreißen der Antheren nicht ausfällt, sondern an den Valven haftet und sowohl am Körper der besuchenden Insekten als auch an den Narben in ganzen Klümpchen angeklebt wird. Dieser ölige Klebstoff, den Knoll (1930, S. 611) als Pollenkitt bezeichnet hat, ist seiner chemischen Beschaffenheit nach derzeit noch unbekannt. Meist ist er dünnflüssig, manchmal ist er fadenziehend (*Oenothera*), so daß zwischen den einzelnen Pollenkörnern lange, dünne Fäden ausgespannt sind. Gelegentlich tritt dieser Klebstoff als einheitlicher,

farbloser Tropfen aus der Anthere, in dem dann die gesamten Pollenkörner enthalten sind und der als Ganzes von besuchenden Insekten weggetragen wird, wie dies bei *Bauhinia scarlatina* beobachtet wurde (Cammerloher 1929 b, S. 172). Gewöhnlich ist aber diese Klebmasse gelb gefärbt, welche dadurch, wie früher schon erwähnt, mit die Ursache für die Gelbfärbung der Pollenkörner ist. Außer der Bedeutung, die dem Öl wegen seiner Klebrigkeit zukommt, erörtert Knoll (1930, S. 669) aber auch noch andere Möglichkeiten ökologischen Wertes. So hält er es für wahrscheinlich, daß der Duft, der manchem Pollen insektenblütiger Pflanzen eigen ist, seinen Sitz in dem die Pollenkörner umhüllenden Öl hat. Und da die Farbe des Öles meist gelb ist und dadurch auch dem Pollen die gelbe Färbung verleiht, so kommt jenem auch eine gewisse Bedeutung bei der optischen Anlockung der Insekten zu. Als Nährstoff für pollenfressende Insekten scheint dieses Öl aber nicht in Betracht zu kommen.

Über die Herkunft des Kittstoffes ist nicht viel bekannt. Bei *Calliandra Tweedii* besitzen die Pollenvierlinge an ihrem spitzen Ende eine klebrige Masse, von der Goebel (1923, S. 1713) vermutet, daß sie von den Tapetumzellen herrührt. Richter (1929, S. 180) hat diese klebrige Masse entwicklungsgeschichtlich studiert und kommt zu dem Ergebnis, daß sie tatsächlich von zersetzten Tapetumzellen ihren Ursprung nimmt. Dasselbe konnte sie für die schleimigen Stoffe, durch welche die Pollenkörner von *Zantedeschia aethiopica*, *Amorphophallus rex* und *Cryptocoryne Griffithii* untereinander verbunden bleiben, nachweisen. Und auch die Viscinfäden der Pollenvierlinge von *Rhododendron hybridum* sind Reste von Tapetumzellen.

Die Verkittung der Pollenmassen ist bei den verschiedenen Pollenarten in wechselndem Grade wirksam. Eine experimentelle Untersuchung der Wirkung des Pollenkitts verdanken wir Knoll (1930). Mit Hilfe einer von ihm erdachten Fallvorrichtung wird die scherende Wirkung des Luftwiderstandes auf fallende Pollenmassen im windstillen Raum studiert. Bei Windpollen zeigte sich, daß die leicht zerfallenden Pollenklümpchen desto langsamer fallen, je kleiner sie sind; am langsamsten fallen natürlich einzelne Pollenkörner. Beim Fallen solcher Klümpchen von Windpollen genügt schon der Luftwiderstand, um sie in immer kleinere Massen zu zerlegen. Bei einer Fallhöhe von $1\frac{1}{2}$ m gelangen aber immer

noch kleine Klümpchen auf die Auffangplatte des Apparates, wo sie dann beim Auffallen in die einzelnen Pollenkörner zerschellen. Auch beim Windpollen sind gelegentlich geringe Mengen von Kittstoffen vorhanden, was durch die Klumpenbildung bewiesen wird. Übrigens sind derartige Kittstoffe tatsächlich von P o h l (1929 b) auf der Pollenoberfläche verschiedener windblütiger Pflanzen nachgewiesen worden.

Die Kittstoffe, die beim Insektenpollen vorhanden sind, vereinigen die Pollenkörner zu Klümpchen, die beim Fall in der Fall-

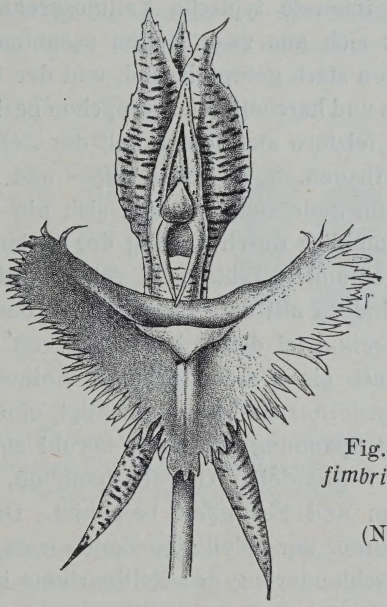


Fig. 40. *Catasetum fimbriatum*, natürliche Größe. (Nach P o r s c h.)

vorrichtung durch die Kräfte des Luftwiderstandes nicht zerteilt werden. Bei einigen insektenblütigen Pflanzen, und zwar bei solchen, deren Staubgefäße Streukegel bilden, ferner bei *Arum maculatum* und sicherlich auch bei anderen Blumen mit Kessel, in den der Blütenstaub hinunterfällt (*Aristolochia*), verhält sich der Pollen in der Fallvorrichtung ähnlich wie Windpollen.

Bei einigen Orchideengattungen bestehen Schleudervorrichtungen, durch welche die Pollinien dem besuchenden Insekt auf den Rücken geschleudert werden. So wird bei *Catasetum fimbriatum* (Fig. 40) durch eine leise Berührung der vorstehenden Antennen das Stielchen (Stipes) mit der Klebscheibe und den Pollinien aus-

geschleudert und dem Insekt auf den Rücken geklebt, das es nun beim Besuch einer anderen Blüte in der klebrigen Narbenhöhle abstreift. In einer anatomisch-physiologischen Studie befaßt sich v. Guttenberg (1915) mit dieser Schleudereinrichtung bei *Catasetum* und *Cycnoches*. Die Untersuchung lieferte folgende wichtige Ergebnisse: „1. Der Stipes besteht aus einer mächtigen Epidermis, deren Zellen bei *Catasetum* eigenartige schlauchförmige Fortsätze aufweisen, und mehreren Lagen langgestreckter Zellen. Sämtliche Wände sind sehr kräftig und aus mehreren Schichten zusammengesetzt, von welchen nur die innerste typische Zellulosereaktion gibt. 2. Die Klebscheibe setzt sich aus zwei Teilen zusammen: einem Sockel, dessen derbe Zellen stark getüpfelt sind, und der Klebmasse, welche aus Schleimkugeln und harzhaltigen Klümpchen besteht. Erstere gehen aus den Wänden, letztere aus dem Inhalt der Zellen hervor, welche die Klebmasse aufbauen. 3. Zwischen Stipes und Klebscheibe einerseits und Rostellum anderseits befindet sich ein Trennungsgewebe, dessen Zellen allmählich durch Lösung der zarten Wände zugrunde gehen. In der geöffneten Blüte sind Stipes und Klebscheibe nur mehr an ihren Rändern mit dem Rostellum verbunden. 4. Der Reizvorgang von *Catasetum* ist den seismonastischen Erscheinungen anzuschließen, da auch ein Wasserstrahl die Antennen zu reizen vermag. Auch bei *Cycnoches* sind wir berechtigt, einen Reizvorgang anzunehmen. 5. Die Spannung im Stipes beruht zum Teile auf einer durch Wachstum begründeten Gewebespannung, da auch der tote Stipes seine Form und Festigkeit beibehält. Die Spannung wird aber durch den Turgor der beteiligten Zellen noch wesentlich erhöht. Zur kräftigen Abschleuderung des Pollinariums ist das Vorhandensein des Turgors in den Zellen des Stipes notwendig. 6. Der Trennungsvorgang kommt dadurch zustande, daß auf Grund der Reizung der Antennen in den Zellen, welche die letzte Verbindung zwischen Klebscheibe und Rostellum herstellen, eine Turgorsenkung eintritt. Die dadurch bedingte Kontraktion der Zellen führt zur Lockerung des Verbandes, der dann nicht mehr imstande ist, dem Zuge des Stipes zu widerstehen, und reißt. Es gelingt durch künstliche Plasmolyse dieses Gewebes den Schleudervorgang auszulösen."

Weitere Untersuchungen über ähnliche Schleudervorrichtungen bei der Orchideengattung *Mormodes* rühren von v. Guttenberg (1928) und Jost (1929) her.

b) Narbe und Griffel

Da die Narbe jener Teil des Stempels ist, auf dem die Pollenkörner abgestreift werden und auskeimen, so sind hier gewisse Einrichtungen zu finden, die das Anhaften des Pollens erleichtern. Es sind daher die meisten Narben von Insektenblumen zur Zeit ihrer vollen Entwicklung mit Papillen versehen, zwischen denen die einzelnen Pollenkörner hängen bleiben. Das Festhaften wird noch dadurch gefördert, daß viele Narben im Höhepunkt ihrer Entwicklung mit einem schleimigen, klebrigen Narbensekret überzogen sind.

Außer zur Klarstellung des Baues der Narbe wird eine anatomische Untersuchung der Narbe dann notwendig sein, wenn es sich

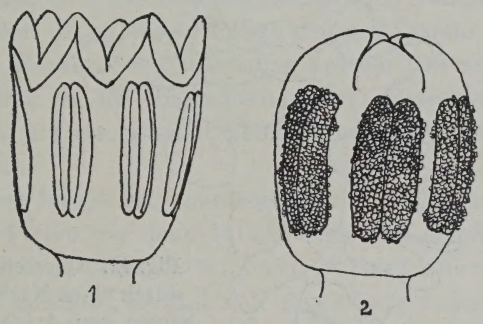


Fig. 41. Staubblattnarbensäule von *Aristolochia grandiflora*. *1* im weiblichen Zustand; *2* im männlichen Zustand. Schematisiert und vergrößert.

darum handelt festzustellen, welcher der empfängnisfähige Teil der Narbenfläche ist, denn nicht immer ist es die ganze Oberfläche, auf der die Pollenkörner die Schläuche zu treiben imstande sind. Burck hat seinerzeit die Ansicht geäußert, daß die *Aristolochia*-Blüte homogam und auf Selbstbestäubung durch Insektenhilfe angewiesen sei. Nun ist aber wegen der Bildung und der Veränderung der Narbe im Verlaufe der Anthese gerade bei *Aristolochia* eine Selbstbestäubung ausgeschlossen. Am ersten Tage der Anthese sind bei *A. grandiflora* die sechs Narbenlappen aufgerichtet, und ihre Ränder nach außen gebogen (Fig. 41, 1) und mit einem klebrigen Sekret überzogen. Die sechs Staubgefäße, die mit der Narbe zu einem einheitlichen Organ, der Staubblattnarbensäule, verwachsen sind, sind zu dieser Zeit noch fest verschlossen. Ein Querschnitt durch einen

Narbenlappen (Fig. 42) zeigt, daß nur dessen Ränder mit langen Narbenpapillen ausgestattet sind. Insekten, die an den Wänden des Kessels herumkriechen, berühren fast ausschließlich die umgebogenen Narbenränder. Auf die Innenfläche der Narbe, die becherförmig vertieft ist, gelangen Insekten fast nie, denn sie ragt ja frei ins Innere des Kessels.

Am zweiten Tage der Anthese haben sich die Narbenlappen nach innen gebogen. Die Ränder der Lappen haben sich flach ausgebreitet und berühren sich nun gegenseitig (Fig. 41, 2). Ein Ein-

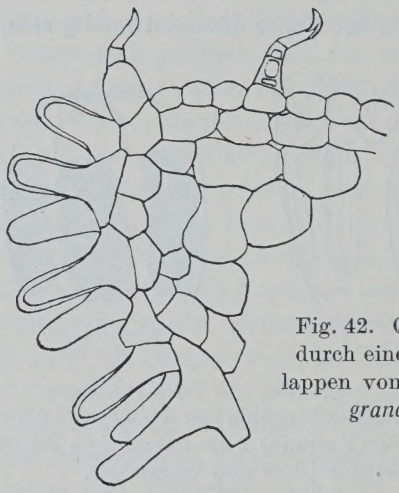


Fig. 42. Querschnitt durch einen Narbenlappen von *Aristolochia grandiflora*.

dringen zwischen die geschlossenen Narbenränder ist für Insekten unmöglich. Die Narbenflüssigkeit ist jetzt verschwunden und die Narbe beginnt sich schwärzlich zu verfärben. Jetzt sind aber die Antheren geplatzt, der Pollen tritt aus und fällt zum Teil in den Kessel hinab. Insekten, welche sich mit diesem Pollen beladen, können die Blüte nicht mehr befruchten, da der empfängnisfähige Teil der Narbe, die Ränder, für sie nicht mehr zugänglich sind. Eine Selbstbestäubung der Blüte, wie sie B u r c k vermutet hat, ist also bei *A. grandiflora* ausgeschlossen. Dasselbe Verhalten zeigt auch die Narbe von *A. arborea*. Künstliche Bestäubungsversuche bei beiden Arten lieferten auch den vollen Beweis für die Richtigkeit der geschilderten Verhältnisse.

Bei einer Anzahl von Pflanzen wurden in den Blüten reizbare Narben festgestellt. Diese Erscheinung wurde ähnlich wie die reizbaren Staubblätter als eine Einrichtung im Dienste der Bestäubung aufgefaßt. Bekanntere Beispiele sind die reizbaren Narbenlappen von *Incarvillea Delavayi*, *Mimulus*, *Strobilanthes isophyllus*. Die Deutung dieser nicht sehr häufig auftretenden Erscheinung war eine verschiedene. Zum Teil wurde sie als Anpassung an eine Fremdbestäubung betrachtet oder aber als Schutz des auf die Narbe gelangten Pollens gegen fremde Einflüsse, oder als Schutzmittel gegen Keimung fremden Pollens usw. Nach Goebel (1924, S. 425 ff.) steht die Reizbarkeit der Narbenlappen mit der Entfaltung im Zusammenhang. Während das Auseinanderspreizen von Narbenlappen in anderen Fällen durch Wachstumsvorgänge zustande kommt, tritt dies hier durch stärkere Turgordehnung auf der Oberseite der Lappen ein. Dadurch ist die Möglichkeit einer seismonastischen Reizbarkeit gegeben, die aber deshalb keine Zweckmäßigkeitseinrichtung zu sein braucht.

Bei *Mimulus luteus* hat allerdings Katz (1926) nachgewiesen, daß arteigener Pollen nur dann keimt, wenn sich die Narbenlappen nach der Bestäubung schließen. Wird eine Narbenhälfte abgeschnitten und die andere bestäubt, so rollt sich dieser Lappen ein, so daß der Pollen ganz eingewickelt ist. Die Narbe wird welk, und der Pollen keimt nicht. Bestäubt man die stehengebliebene Narbenhälfte nicht, so rollt sie sich infolge der Berührung beim Abschneiden erst ein, öffnet sich aber dann wieder und bleibt frisch. Wird die geöffnete Narbe mit artfremdem Pollen (von *Mimulus moschatus*) bestäubt, so schließen sich die Narbenlappen wohl vorübergehend infolge des Berührungsreizes, öffnen sich aber dann wieder. Dauernd schließen sich die beiden Lappen nur nach Bestäubung mit arteigenem Pollen. Dieselben Ergebnisse zeigen auch Versuche mit *Torenia Fournieri*. Katz hält die Reizbarkeit und das Schließen der Narbenlappen für einen Schutz des Pollens gegen äußere schädliche Einflüsse und gegen zu rasches Eintrocknen.

Häufig ist bei der Pollenausschleuderung der Griffel mitbeteiligt, wie bei *Spartium junceum* und anderen Papilionaceen mit Explosionseinrichtungen. Bei *Spartium* liegen die Ränder des Schiffchens übereinander. Setzt sich eine Holzbiene auf den Blüten nieder, so

drückt sie die Flügel der Blüte auseinander, und von diesen mitgenommen, werden auch die Ränder des Schiffchens allmählich gegen die Spitze zu auseinandergezogen. Der Pollen ist schon vorher aus den Antheren ausgetreten und liegt in der Spitze des Schiffchens. Der Griffel ist wie eine Feder gespannt und, wenn der Spalt des Schiffchens einmal bis zur Spitze klafft, schnellt er nach oben und wirft dabei den Pollen kräftig nach aufwärts. Genauere anatomische Studien gerade über die Explosionseinrichtungen der Papilionaceen, die in manchen Gattungen, wie *Mucuna*, sehr kompliziert sind, fehlen noch.

Von besonderem Interesse ist eine Arbeit von Laibach (1920), welche die große Wichtigkeit der Narbe und des Griffels für die ganzen Blüh- und Abblühvorgänge darlegt. Bei *Origanum vulgare* wird durch eine ausgiebige Belegung der Narbe mit Pollen die Blühdauer abgekürzt. Diese Abkürzung tritt aber auch nur dann ein, wenn der Pollen keimt, während bei Belegung der Narbe mit totem Pollen diese Reaktion nicht eintritt. Diese Erscheinung ist auch bei Orchideen zu beobachten. Während unbestäubte Orchideenblüten bei manchen Arten viele Tage, ja Wochen blühen, beginnen sie sofort zu welken, wenn sie bestäubt werden. Von ganz besonderer Wichtigkeit ist aber der Befund Laibachs, daß die Entfernung der Narbe von *Origanum*, und zwar wenn sie voll entwickelt und belegungsfähig ist, die Abstoßung der Krone und des Griffels zur Folge hat. Dasselbe Ergebnis tritt ein, wenn die Narbe durch Essigsäure oder andere Chemikalien abgetötet wird.

Schon oben wurde bei den Narben von *Aristolochia* gezeigt, daß nicht die ganze Narbenoberfläche belegungsfähig ist. Dort wurde der Beweis durch den anatomischen Befund erbracht. Eine andere Methode, die in vielen Fällen sehr wertvolle Ergebnisse zu liefern scheint, ist die Färbemethode von Robinsohn (1924). Ähnlich wie das „gelöste Substanzen absorbierende" Epiblem der Keimwurzel färbt sich auch die Narbe mit einer Lösung von Kaliumpermanganat braunschwarz. Eine ähnliche Narbenfärbung ergibt die Behandlung mit einer Silbernitratlösung. Es wurde eine größere Anzahl von Arten (153 aus 58 verschiedenen Familien) geprüft. Negativ fielen die Versuche bei den meisten Orchideengattungen und bei *Vinca* aus. Bei den anderen untersuchten Arten zeigten die Narben

eine deutliche Färbungsreaktion, Stigmatochromie, und zwar gerade an jenen Stellen, die als Konzeptionsstellen bekannt sind. Durch diese Farbreaktion ist man instand gesetzt, gerade jene Stelle, die belegungsfähig ist, scharf zu umgrenzen. Der Wert dieser Methode für die Blütenbiologie ist ganz zweifellos, namentlich dann, wenn das besuchende Insekt wegen des Baues der Blüte nur bestimmte Stellen der Narbe berührt, und der Nachweis erbracht werden muß, ob diese Stellen auch belegungsfähig sind.

Die Bedeutung des Narbensekrets liegt vor allem darin, den Pollen vor Austrocknung zu schützen und dadurch das Treiben der Pollenschläuche zu begünstigen (Katz 1926). Die Herabsetzung der Transpiration wird durch den großen Gehalt des Sekrets an Fett bewirkt. Die Sekretion der Narbe wird namentlich durch Wärme und Licht befördert; es findet daher bei Verdunkelung und tiefer Temperatur keine Sekretion statt, wodurch auch der Pollen am Keimen verhindert wird. Katz hat auch gezeigt, daß nach Abschneiden der Narbe die Pollenschläuche sogar auf der Schnittfläche des Griffels zu keimen befähigt sind, wenn Narbensekret auf diese gebracht wird. Derselbe Erfolg wird durch Feuchthalten der Schnittfläche mit Wasser erzielt.

Einen eigentümlichen Ursprung hat das Narbensekret bei zahlreichen Orchideenblüten. Zum ersten Male wurde dieses Sekret eingehender von Molisch (1930 b) bei der in den Wäldern von Darjeeling häufigen *Coelogyne cristata* untersucht. Die Narbe ist glänzend und feucht. Streicht man das klebrige Narbensekret auf einen Objektträger und untersucht es im Mikroskop, so findet man, daß es aus zahlreichen einzelnen, lebenden Parenchymzellen besteht. Die Membran dieser Zellen ist dünn, und der Zellinhalt besteht aus Plasma, einem ziemlich großen Kern und vielen Leukoplasten mit Stärkekörnern. Die Form der Zellen ist länglich, spindelförmig und an den Enden abgerundet. Den Ursprung nimmt dieser Zellbrei von der Oberfläche der Narbe. Es sind Zellen, die aus dem Verband des Gewebes der Narbe getreten sind und die ganze Oberfläche derselben bedecken. Ähnlich ist das Narbensekret in den Blüten der gleichfalls bei Darjeeling gefundenen *Chrymestra Wallichii*. Bei zahlreichen anderen tropischen und europäischen Orchideen, die Molisch untersucht hat, geht das Narbensekret in ähnlicher Weise hervor. Statt Stärke

kommen auch oft Öltröpfchen im Zellinhalte vor; bei *Trichopilia marginata* ist in jeder Zelle ein nadelförmiger Krystall (Eiweiß?) vorhanden. Unter den einheimischen Orchideen macht nur *Cypripedium calceolus* eine Ausnahme. Hier ist die Narbe mit einem Fettüberzug versehen, der sich mit Sudan III und Alkanninlösung rot oder rotorange färbt.

Über die ökologische Bedeutung des Narbensekretes bei den Orchideen meint Molisch, daß es wohl als sicher anzunehmen ist, daß es zum Festkleben der Pollinien dient. Doch wäre es immerhin möglich, daß es auch als Lockspeise für besuchende Insekten in Betracht kommt, um so mehr als die freien Zellen reich an Plasma, Eiweiß, Stärke oder Fett sind. Dabei ist dieser Brei mühelos von den Insekten aufzulecken und an einer Stelle, wo sie beim Besuch leicht eine Bestäubung vermitteln können. Leider hatte Molisch keine Gelegenheit, in Darjeeling selbst Beobachtungen über den Blütenbesuch durch Insekten zu machen, um eine Bestätigung für diese letzte Vermutung zu erhalten.

c) Nektarium und Nektar

Sowohl die morphologische Herkunft wie der anatomische Bau der Nektarien ist, wie schon an anderer Stelle erwähnt wurde (S. 44), überaus mannigfaltig. Trotzdem auf diesem Gebiete schon zahlreiche Untersuchungen vorliegen, ist doch noch ein weites Feld für eingehendste Arbeit offen. Eine gründliche ältere Arbeit über die Nektarien, die auch heute noch vielfach ihre Geltung hat, rührt von Bonnier (1879) her. Von neueren Arbeiten mögen hier nur einige aus der jüngsten Zeit erwähnt werden; die dort angeführten Literaturhinweise ermöglichen eine weitere Vertiefung in dieses Gebiet. Unter anderen sollen in erster Linie die Untersuchungen von Daumann berücksichtigt werden, da sie, von einem Vertreter der Schule Knoll herrührend, stets auch die blütenökologische Seite berühren und dabei frei von allen teleologischen Deutungen sind.

Bei *Magnolia Julan* und *M. Soulangeana* ist nach Daumann (1930 b) das Nektarium lediglich auf den Fruchtblättern ausgebildet. Schon in den Knospen ist an diesen eine Sekretion deutlich wahrzunehmen. In den Fruchtblättern befindet sich kein lokalisiertes Nektariumgewebe, sondern die gesamte freie Blattoberfläche scheidet Nektar ab. Die einzelnen Nektartröpchen treten durch Diffusion

durch die Epidermisaußenwände und die dünne Kutikula hindurch, ohne daß letztere abgehoben oder zerrissen wird. Auch das Narbensekret enthält außer Schleim noch Zucker und wird, wie direkte Beobachtungen gezeigt haben, von Honigbienen oft aufgeleckt. Die Nektarsekretion an den Fruchtblättern hört bereits bei Beginn der Anthese auf. Besuchende Bienen saugen daher den Honig nur an den eben geöffneten Blüten, in den meisten Fällen sammeln sie Pollen.

Während das eben besprochene Nektarium bei *Magnolia* ein ausgesprochenes Gynöceum-Nektarium ist, haben wir bei *Opuntia monacantha* ein Nektarium, das aus Teilen des Andröceums hervorgeht. In den Blüten dieser *Opuntia* findet sich rings um die Griffelbasis ein schüsselförmiger, flacher Diskus (Daumann 1930a). Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Diskus zeigt, daß er größtenteils aus den verschmolzenen Filamentbasen der innersten Staubblätter besteht. Das Nektariumgewebe ist kleinzellig; die Epidermis führt Saftspalten, deren Schließfähigkeit, wie künstlich angeregte Plasmolyse zeigt, stark rückgebildet ist. Bei Beginn der Sekretion ist in der Epidermis des Nektariums viel, im Nektariumgewebe selbst weniger Stärke vorhanden. Gegen Ende der Sekretion ist diese in der Epidermis gänzlich geschwunden, im darunter liegenden Gewebe hat sich die Stärkemenge verringert. Der Austritt des Nektars erfolgt durch die Saftspalten. Die Sekretion beginnt knapp bevor sich die Blüte öffnet, ist jedoch immer sehr gering. Daumann (1930a, S. 360) ist der Ansicht, daß das Blütennektarium bei zahlreichen *Opuntia*-Arten in Rückbildung begriffen ist, wodurch aber der Insektenbesuch nicht vermindert wird, da ja große Mengen von Pollen in der Blüte erzeugt werden. Die beim Besuch beobachteten Honigbienen saugten nie am Blütennektarium. Der einzige regelmäßige Ausbeuter des Blütennektars ist eine *Xylocopa*.

Außer diesem Blütennektarium kommen bei *Opuntia* auch noch extraflorale Nektarien in den Areolen vor. Auf den Bau dieser Nektarien soll hier nicht näher eingegangen werden. Während Honigbienen das Blütennektarium unbeachtet lassen, besuchen sie die Areolennektarien regelmäßig.

Interessante Ergebnisse hat die Untersuchung Daumanns (1930c) über die Nektarien von *Nepenthes mixta* gebracht. Auf den Perianthblättern der männlichen Blüten dieser *Nepenthes* zeigt sich

kurze Zeit nach dem Aufblühen je ein großer Nektartropfen. Diese Nektarsekretion hält zwei Tage an; am dritten Tage ist sie nur mehr schwach, und gleichzeitig verschwindet der schwach aasartige Geruch der Blüte.

Die Nektarien sind drüsige Gebilde, die auf den Perianthblättern stehen und verschiedene Gestalt haben. Daumann fand ver-

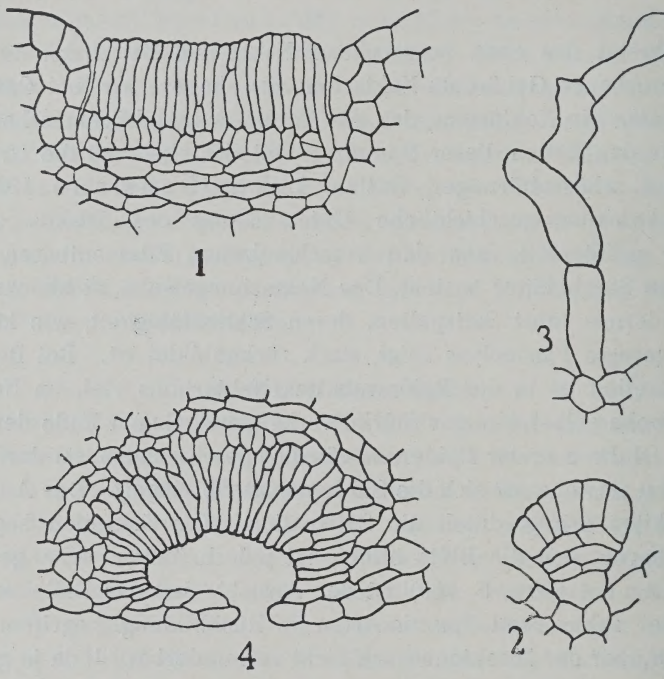


Fig. 43. Nektardrüsen des Perianthblattes von *Nepenthes mixta*. *1* scheibenförmige Drüse; *2* köpfchenförmige Drüse; *3* fadenförmige Drüse; *4* urnenförmige Drüse. (Nach Daumann.)

schiedene Typen, die untereinander durch Zwischenformen verbunden sind. Nach der äußeren Gestalt unterscheidet er scheibenförmige Nektardrüsen (Fig. 43, 1) köpfchenförmige Nektardrüsen (Fig. 43, 2), fadenförmige Nektardrüsen (Fig. 43, 3), urnenförmige Nektardrüsen (Fig. 43, 4) und napfförmige Nektardrüsen. Letztere sind den scheibenförmigen Drüsen ähnlich, nur ist die Oberfläche tief eingebuchtet, ohne daß der Drüsenrand die Höhlung überdacht.

Die Perianthblattoberseite ist hauptsächlich mit scheibenförmigen Nektardrüsen bedeckt, am Blattrand finden sich die Köpfchendrüsen. Zwischen diesen beiden Zonen finden sich alle Übergänge zwischen den zwei Drüsentypen. Ebenfalls am Rande finden sich die fadenförmigen Drüsen. Auf der Blattunterseite stehen die napfförmigen und urnenförmigen Drüsen, vermengt mit kopfförmigen Nektardrüsen. Die für die Sekretion auf der Blattoberseite blütenökologisch wichtigsten Drüsen sind die scheibenförmigen. Sie bestehen aus drei Zellagen (Fig. 43, 1), von denen die oberste aus langgestreckten Palisadenzellen besteht; darunter folgt eine Reihe etwas kürzerer, aber ebenfalls der Länge nach gestreckter Zellen. Die unterste Lage besteht aus zwei bis drei Schichten plattenförmiger Zellen. Die Oberfläche der Drüse ist mit einer mittelstarken Kutikula überzogen. Vor Beginn der Sekretion ist in diesen Nektarien nur wenig Zucker und wenig Stärke nachweisbar. Im Blattgewebe unter den Drüsen ist dagegen viel Stärke und geringe Mengen von Gerbstoffen vorhanden. In den Palisadenzellen befinden sich vor Beginn der Sekretion große Kugeln einer eiweißartigen Substanz. Diese verschwinden während der Sekretion, und auch der Stärkegehalt der Blattzellen unterhalb der Drüsen verringert sich. Dagegen kann man keine Abnahme an Gerbstoff feststellen, im Gegenteil, dieser nimmt sogar gegen Ende der Sekretion zu. Dieselben Stoffe und dieselben Vorgänge finden sich auch bei den urnenförmigen Drüsen der Perianthblattunterseite; bei den anderen Drüsentypen finden sich nur graduelle Unterschiede.

Der Nektar diffundiert bei allen Drüsen durch die Kutikula; auch ist diese zum Unterschied von der Kutikula der Perianthblattepidermis benetzbar. Die Nektardrüsen sind bei Beginn der Sekretion durch verkorkte Wände sowohl nach außen als auch gegen das angrenzende Parenchym des Blattes abgeschlossen.

Die Untersuchung des Nektars bietet einige belangreiche Einzelheiten. In dem Drüsensekret ist reichlich Zucker und Schleim vorhanden. Außerdem besitzt das Sekret die Fähigkeit, Eiweiß zu verdauen. Kleine Stückchen von Hühnereiweiß, in das Sekret gebracht, sind schon nach zwei bis drei Stunden glasklar. Die Nektardrüsen der Perianthblätter zeigen also eine phylogenetische Verwandtschaft mit den Verdauungsdrüsen der *Nepenthes*-Kannen, mit denen sie ja auch im anatomischen Aufbau Übereinstimmung zeigen.

Die Angaben über die chemische Zusammensetzung des Nektars sind übrigens sehr dürftig. Gewöhnlich wird behauptet, daß Trauben- und Fruchtzucker sowie Rohrzucker im Blütennektar enthalten sind, was auch durch die Untersuchung von Beutler (1928) bestätigt wird. Von den wenigen von ihr untersuchten Nektarien enthielt nur der Nektar von *Fritillaria imperialis* keinen Rohrzucker. Zur Zeit ihrer Beobachtungen wurde *Fritillaria* trotz des großen Nektarreichtums von den Bienen nie besucht, während andere Blüten von ihnen ausgebeutet wurden. Da nach den Untersuchungen von v. Frisch Frucht- und Traubenzucker den Bienen ebenso wie dem Menschen weniger süß vorkommen wie Rohrzucker, so folgert Beutler aus ihren Beobachtungen, daß die Bienen die *Fritillaria* aus diesem Grunde nicht besuchen, um so mehr als besserer, ihnen mehr zusagender Honig zur Verfügung stand. Auch haben die Untersuchungen von v. Frisch gezeigt, daß Bienen im Frühjahr bei guter Tracht Zuckerwasser von der Konzentration des *Fritillaria*-Nektars ablehnen, im Herbste dagegen, wenn die Tracht ärmer wird, annehmen. Nach v. Frisch ist eine Rohrzuckerlösung von 4,25% die niederste Konzentration, die von Bienen noch angenommen wird; das ist eine Lösung, die für den Menschen noch deutlich süß ist. Die von Beutler untersuchten Nektararten zeigen durchwegs eine weit höhere Zuckerkonzentration (8 bis 70%). Andere Zuckerarten außer den drei angegebenen scheinen nach Beutler nicht im Nektar vorzukommen, in einigen Fällen vielleicht noch Maltose. Im Honig der vogelblütigen *Erythrina crista galli*, deren Blüten aber nach Knuth (*3*/1, S. 413) auch von *Bombus carbonarius* und nach eigenen Beobachtungen auf Java von *Xylocopa latipes* besucht und auf Nektar ausgebeutet werden, hat Buxbaum (1927) geringe Mengen von gelöstem Eiweiß nachgewiesen.

Die Zuckerkonzentration des Nektars sinkt bei Regenwetter. So stellte Beutler (1929) fest, daß der Nektar der Roßkastanie, der normalerweise 70 bis 80% Zucker enthält, aus Blüten im Regen gesammelt nur 35% Zucker besitzt. Die Wasservergällung des Nektars ist in erster Linie eine Folge seiner hygroskopischen Eigenschaften und der direkten Verwässerung durch einfallende Regentropfen und nicht bedingt durch die Bodenfeuchtigkeit.

Der Blütennektar bildet ebenso wie der Nektar extrafloraler Nektarien ein günstiges Substrat für verschiedene Pilze. Vor allem

sind es verschiedene Nektarhefen, die sich ansiedeln und die auch möglicherweise Gärung hervorrufen. Eine Schilderung, die Koningsberger über „trunkene" Holzbienen in der Zeitschrift Teijsmannia gibt, läßt zumindest eine derartige Vermutung zu. Koningsberger beobachtete Holzbienen, die nach dem Besuch von Blüten im botanischen Garten in Buitenzorg zu Boden fielen und hier wie betrunken sich herumwälzten. Leider gibt Koningsberger weder den Namen der Pflanze an, um deren Blüte es sich da handelte, noch macht er nähere Angaben über die Beschaffenheit des betreffenden Nektars[1]).

d) Die Blütenfarben

Die besondere Wichtigkeit der Farbe der Blüten für die Anlockung der Insekten bringt es mit sich, daß dem Studium der Blütenfarbstoffe stets großes Interesse entgegengebracht wurde.

Über den Sitz der Farbstoffe in den Blumenblättern kann kurz folgendes gesagt werden: Sehr selten handelt es sich um gefärbte Membranen; die Farbstoffe sind vielmehr in gelöstem Zustand oder als feste Körper in den Zellen vorhanden. Die Gewebspartien, welche die Farbstoffe führen, sind verschiedene. Im allgemeinen kann als Grundsatz gelten, daß die im Zellsaft gelösten Farbstoffe in der Epidermis vorhanden sind, während die festen Farbkörnchen in den darunter liegenden Geweben zu finden sind. Ausnahmen von dieser Regel kommen vor. So ist z. B. bei *Myosotis silvatica* die Epidermis vollkommen farblos, während die darunter liegenden Zellschichten blauen Zellsaft enthalten. Bei *Freycinetia funicularis*, einer indomalayischen Vogelblume, werden die Blütenkolben von mehreren Kreisen feuerroter Hochblätter umgeben, die als Schauapparat wirken. Ein Querschnitt durch eines der äußeren Hochblätter zeigt, daß die Epidermis der Blattunterseite farblos ist, die Zellen der darunter liegenden Schichten enthalten roten Zellsaft. Die Oberseite dieser Blätter besitzt ebenfalls eine farblose Epidermis, aber auch die darunter liegende Zellschicht ist ungefärbt. Erst die nächste Zelllage und nur diese enthält roten Zellsaft. Die übrigen Zellen der

[1]) Eine Notiz über diese Beobachtungen Koningsbergers befindet sich in meinen javanischen Aufzeichnungen. Es fehlt dabei leider die Angabe des Bandes der Zeitschrift Teijsmannia.

Blätter enthalten gelbe Chromatophoren (Cammerloher 1923 b, S. 149).

Anderseits finden sich aber auch oft in der Epidermis feste Farbkörperchen, und zwar entweder im anders gefärbten Zellsaft oder aber im ungefärbten Zellinhalt.

Besitzt die Epidermis Anhangsgebilde, so enthalten auch diese gewöhnlich den gleichen gefärbten Zellsaft wie die umgebenden Epidermiszellen.

Verhältnismäßig selten findet man grün gefärbte Blütenblätter. Schon an anderer Stelle wurden die großen grünen Blüten von *Deherainia smaragdina*[1]) erwähnt. Sonst sind grüngefärbte Blüten meist klein und unscheinbar und sind auch nicht immer rein grün wie die von *Deherainia*, sondern gelblichgrün oder weißlichgrün. Die grüne Farbe wird durch Chlorophyllkörner im inneren Gewebe der Blütenblätter bewirkt. Bei den grüngefärbten Blütenblättern von *Listera ovata* kommt das Chlorophyll allerdings nur in den Epidermiszellen vor (Schoenichen 1922, S. 128). Bei einer grünblütigen Varietät von *Medicago sativa* fand Hildebrand (1863) einen grünen Saft in den Zellen.

Das Weiß der Blütenblätter wird durch den Mangel jedes Farbstoffes und durch vorhandene luftführende Zellücken im Grundgewebe hervorgerufen. Die Erscheinung ist dieselbe wie bei der weißen Färbung des Schnees oder bei weißer Leinwand. Die weiße Farbe der Blütenblätter verschwindet sofort, wenn die Lufträume mit Alkohol erfüllt sind; die Blätter werden dann glasig, durchsichtig. Manche Blüten führen aber, wie Klein (1922) gezeigt hat, eine farblose Modifikation von Anthokyan, die durch Salzsäuredämpfe rosa bis rot gefärbt wird und auch beim Verblühen in diesen Farbton übergeht (*Hibiscus*, Astern); *Galanthus* enthält ein Chromogen, das einen blauen Farbstoff bildet.

Blaue Färbung wird meist von im Zellsaft gelöstem Anthokyan hervorgerufen, und zwar erscheint das Anthokyan dann in seiner blauen Färbung, wenn der Zellsaft alkalisch reagiert. Fester blauer Farbstoff wurde in den Zellen der dunkelblau gefärbten Perigonblätter von *Strelitzia reginae* gefunden. Es sind kleine blaue Körn-

[1]) Eine gute farbige Abbildung von *Deherainia smaragdina* findet sich in Curtis' Botanical Magazine Pl. 6373.

chen, die in großer Zahl im farblosen Zellsaft dicht beisammenliegen. Auch in den Blüten von *Tillandsia amoena* fand Hildebrand in den dunkelblau gefärbten Zipfeln der Perigonblätter feste blaue Körper, die sich meist einzeln, seltener in größerer Zahl in jeder Zelle vorfinden. Durch Alkohol lösen sich diese Kugeln vom Rande her allmählich auf, wobei sich dann der Zellsaft blau färbt. Durch Schwefelsäure färben sich diese Farbkugeln rosenrot, Chlorwasserstoff färbt sie rot, Ammoniak löst sie unter grünlicher Färbung auf, ebenso werden sie durch Kali aufgelöst, Jod färbt diese Kugeln gelblich. Auch bei *Delphinium elatum* findet man in den Epidermiszellen der Blumenkrone federartig zerteilte, blaue Farbstoffkörper; bei *Gentiana pneumonanthe* sind die Farbkörper kleine Körner. Feste blaue Farbstoffe (krystallisiertes Anthokyan) erwähnt Molisch (1905) bei *Anagallis arvensis*, *Lathyrus heterophyllus* u. a.

Ebenso wie Blau wird auch Rot meist durch Anthokyan hervorgerufen; in diesem Fall reagiert der Zellsaft sauer. Feste Körnchen, die rote Färbung bewirken, sind ebenfalls selten. So wird beispielsweise die zinnoberrote Färbung der Nebenkrone von *Narcissus poeticus* durch karotinartige Krystalle in den Zellen verursacht. Besonders schön läßt sich das Vorhandensein von festem rotem Farbstoff bei *Adonis aestivalis* beobachten. Hier liegen in langgestreckten Zellen der Oberhaut dichtgedrängt verhältnismäßig große rote Körnchen im farblosen Zellsaft. In dem dunklen Saftmal an der Basis der Blumenblätter sind einzelne Zellen mit blauem Zellsaft erfüllt, in dem ebenfalls rote feste Körperchen in großer Zahl vorhanden sind. In den Zellen der purpurroten Staubfäden, ferner in denen des Saftmals der Blumenkrone von *Verbascum nigrum* finden sich Tröpfchen von schwarzroter Farbe. Ähnliche Farbstoffballen hat Molisch in den Blütenblättern von *Pelargonium zonale*, bei *Antirrhinum majus*, *Cytisus laburnum* (in den Zellen der Saftmals) u. a. gefunden.

Violette Färbung ist fast immer an den Zellsaft gebunden. Entweder zeigt das Anthokyan einen entsprechenden violetten Farbton, oder aber es liegen neben Zellen oder Zellpartien mit rotem Zellsaft solche mit blauem Zellsaft. Nach Hildebrand sind bei *Amorpha fruticosa*, ferner in den Zellen des Blumenkronschlundes von *Gilia tricolor* im violetten Zellsaft in jeder Zelle ein oder mehrere dunkelviolette Kügelchen. Auch bei einer violettgrauen, rot-

gestreiften *Papaver*-Blüte gibt er in den Zellen je einen dunkelvioletten Körper mit verschwimmenden Umrissen an.

Gelb wird gewöhnlich durch die Anwesenheit von gelben Chromoplasten, Anthoxantinkörnern, in den Zellen der Blumenkrone bewirkt. Die Körnchen können von verschiedener Größe sein. Sehr große gelbe Körperchen finden sich in den Blumenblättern von *Chelidonium majus*, *Corydalis lutea* oder *Hypericum pulchrum*. Im allgemeinen finden sich die gelben Körnchen im Binnengewebe der Blumenblätter. Oft sind aber auch nur in der Epidermis solche vorhanden, wie bei *Berberis vulgaris*, *Caltha palustris* und anderen.

Gelöster gelber Farbstoff ist selten; nachgewiesen wurde ein solcher bei *Linaria vulgaris*, *Verbascum*, *Arnica montana*. Bei *Arnica montana* finden sich aber neben dem gelösten Farbstoff auch gelbe Chromoplasten.

Auf ganz besondere Art wird nach den Untersuchungen von Möbius (1885, 1912, 1925) die glänzend gelbe Färbung der *Ranunculus*-Blüten hervorgerufen. Die glänzenden Teile an der Oberseite der Blütenblätter bei *Ranunculus ficaria* besitzen in der Längsrichtung des Blattes gestreckte Epidermiszellen. Diese enthalten eine gelbe, ölartige Flüssigkeit. Und zwar ist es nicht der Zellsaft, der hier gelb gefärbt ist, sondern in den Zellen befindet sich ein gelbes Öl, das größere oder kleinere, oft zusammenfließende Tropfen bildet. Dieses Öl ist aber nur in bereits offenen Blüten festzustellen. In der Knospe findet man die Epidermiszellen dicht mit kugeligen, gelben Körnern angefüllt; in einigen Zellen kann man aber bereits beginnende Ölbildung wahrnehmen. Die subepidermale Zellage der Blattoberseite ist mit kleinen Stärkekörnern ganz angefüllt (Fig. 44). Nach Möbius wirkt die ölführende Schicht zusammen mit der stärkeführenden Schicht wie ein Spiegel, von denen die erstere das Glas, letztere den Belag vorstellen. Die Epidermis der Unterseite und des unteren, nicht glänzenden Drittels der Oberseite enthält gelbe Körnchen. Bemerkenswert ist, daß der grüne Schein an der Spitze des Blütenblattes auf der Unterseite nicht durch Chlorophyll hervorgerufen wird, sondern daß in den Zellen außer den gelben Körnchen sich noch ein blauer Zellsaft befindet. Das Grün ist also hier eine Mischfarbe. Auch bei anderen *Ranunculus*-Arten mit glänzenden, gelben Blüten liegen ähnliche Verhältnisse vor.

Bei verschiedenen Arten von *Acacia*, wie *A. floribunda*, *Ben-*

thami, *imbricata* und anderen rührt die gelbe Färbung des Perigons und der Staubfäden von einer dicken, gelben, flüssigen Masse her, deren Grenzen sich scharf vom umgebenden farblosen Zellsaft abheben (Hildebrand 1863, S. 65). Durch Anthochlor gelb gefärbte Blumenkronen zeigt *Primula elatior*, während bei *Pr. officinalis* die Gelbfärbung durch Anthoxantin bewirkt wird. Bei *Helichrysum*-Arten wurde ein eigener gelber Farbstoff, der an das Plasma gebunden ist, nachgewiesen. Ein anderer gelber Farbstoff ist das Crocin aus den Narben von *Crocus sativus* var. *autumnalis* (Möbius 1927, S. 39).

Fig. 44. Teil eines Querschnittes durch ein Blütenblatt von *Ranunculus repens*. Die obere Epidermis mit dem gelben Öl und die darunter liegende Reflektorschicht mit Stärkekörnchen in den Zellen. (Nach Schoenichen.)

Braun kommt als Blütenfarbe recht selten vor. Meist handelt es sich dann um braune Flecken oder Streifen auf anders gefärbtem Grund. Als Ursache der gleichmäßig braunen Farbe der Blüte von *Coelogyne Massangeana* erkannte Möbius (1900, S. 347) das Anthophäin, einen gelösten braunen Farbstoff, den er zuerst in den Zellen der schwarzen Flecken auf den Blütenblättern von *Vicia faba* festgestellt und chemisch untersucht hat. Bei *Neottia nidus avis* finden sich in den Epidermiszellen und auch im darunterliegenden Gewebe der Blüte braune Körnchen. Die braunen Anhängsel der Antheren von *Viola tricolor* erhalten ihre Farbe von den braunen Membranen (Möbius 1927, S. 80).

Nicht immer enthalten die Zellen der Blütenblätter nur einen einzigen Farbstoff. Schon oben wurde erwähnt, daß Violett häufig durch das Nebeneinander von roten und blauen anthokyanführenden Zellen bewirkt wird. Ähnlich verhält es sich mit Orange. Dieses ist meist eine Mischfarbe und entsteht durch roten Zellsaft in der Epidermis und gelbe Farbkörperchen im darunter liegenden Gewebe; doch kann Orange auch lediglich durch orangerote Körnchen hervor-

gerufen werden. Auch brennendrote Farbtöne entstehen durch gleichzeitige Anwesenheit von rotem Zellsaft und gelben Körnchen. Hellblaue Töne (*Myosotis*, *Delphinium* u. a.) können ebenfalls auf das Zusammenwirken von Blau und Weiß zurückgeführt werden. In solchen Fällen spricht man von Additionsfarben.

Im Gegensatz dazu stehen die Subtraktionsfarben. Ein Beispiel bilden die dunklen Saftmale des oben erwähnten *Adonis aestivalis*, wo in einem Teil der Epidermiszellen die roten Körnchen in blaugefärbtem Zellsaft liegen. Durch diese Körnchen wird ein Teil der kurzwelligen Strahlen des einfallenden Lichtes absorbiert, während die blaue Anthokyanlösung einen Teil der langwelligen Strahlen absorbiert. Es wird also nur ein ganz geringer Teil des einfallenden Lichtes zurückgeworfen; daher erscheint dann das Saftmal dunkel, fast schwarz. Nach den Untersuchungen von F. und S. Exner (1910) ist das Schwarz der Blüten, wie z. B. beim Gartenstiefmütterchen, die schwarzen Flecken an den Blütenblättern mancher Tulpen oder Mohnblumen, darauf zurückzuführen, daß zwei Pigmente übereinanderliegen, „von denen das eine alle Lichtwellen absorbiert, die das andere nicht absorbiert hat. Es folgt daraus, daß die beiden Pigmente, jedes für sich betrachtet, komplementär gefärbt sein müssen, was die Erfahrung auch bestätigt."

Durch Kombination von Additions- und Subtraktionsfarben können dann noch besondere Farbenabstufungen entstehen.

Von wesentlicher Bedeutung für die Wirkung der Blütenfarben ist der Lichteinfall. Am stärksten leuchten gewöhnlich die Farben im auffallenden Licht. Es gibt aber auch eine Reihe von Blüten, deren Farben im auffallenden Licht ganz unscheinbar wirken, im durchfallenden Licht dagegen besondere Leuchtkraft zeigen. Meist handelt es sich im letzteren Falle um hängende Blüten, die offen sind oder einen weiten Eingang besitzen, wie z. B. *Helleborus* oder die als Zierpflanze viel verwendete *Salpiglossis sinuata*. Die Leuchtwirkung im auffallenden oder durchfallenden Licht führen F. Exner und S. Exner (1910, S. 202 ff.) auf die Anwesenheit oder das Fehlen einer lichtreflektierenden Schicht unterhalb der Epidermis, die sie als Tapetum bezeichnen, zurück. Dieses Tapetum ist gewöhnlich ein luftführendes Gewebe, deren Luftmassen das einfallende Licht fast vollständig zurückwerfen. In anderen Fällen sind die Zellen dieses Reflektors mit kleinen Stärkekörnern erfüllt.

Von besonderer Bedeutung für die Wirkung der Blütenfarben ist der Bau der Blütenblattepidermis; ihre verschiedene Gestaltung in Verbindung mit der Ausbildung der Kutikula verursacht die mannigfachen Glänze der Blütenblätter, die als Fettglanz, Samtglanz, Seidenglanz, Silberglanz, Lackglanz usw. bezeichnet werden, die aber noch nicht alle hinreichend untersucht sind. Daß der eigentümliche Fettglanz der gelbblühenden *Ranunculus*-Arten unter Mitwirkung einer reflektierenden subepidermalen Zellschicht zustande kommt, wurde schon an anderer Stelle (S. 118) erwähnt.

Sind die Epidermiszellen nach außen vollkommen eben, das subepidermale Gewebe frei von Interzellularen und zeigt auch die Kutikula keinerlei Struktur, so entsteht ein trockener, spiegelnder Glanz, der am besten als Glasglanz bezeichnet werden kann. In vielen Fällen ist aber eine solche vollkommen glatte Epidermis mit einem Ölüberzug versehen, wie z. B. beim Labellum von *Stanhopea tigrina;* dann wird die Epidermis feuchtglänzend erscheinen wie eine frischlackierte Fläche, man spricht von Lackglanz. Derartige Ölüberzüge untersuchte Pohl (1929 c) hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit und ökologischen Bedeutung.

Oft aber findet man die Kutikula mit einer feinen Struktur versehen. Diese tritt in Form längerer oder kürzerer Erhebungen, feiner Strichelchen, gerader oder gebogener Längsriefen usw. auf. Ist dabei die Außenseite der Epidermiszellen eben oder nur wenig vorgewölbt, so erscheinen die Blütenfarben stumpf, matt oder kreidig.

Bekannt ist der Samtglanz, der entweder dem ganzen Blütenblatt oder aber einzelnen Teilen desselben zukommt. Der weiche Glanz, der dem Samtstoff eigen ist, wird durch die feinhaarige Oberfläche bewirkt, wobei die Haare von gleicher Länge und in gleicher Richtung gestellt sind. Bei den Blütenblättern entsteht dieser Glanz auf ähnliche Weise, indem die einzelnen Epidermiszellen zu gleichlangen, kegelförmigen Papillen ausgezogen sind. F. und S. Exner (1910) haben den komplizierten Weg, den die Lichtstrahlen bei einer derartig gebauten Epidermis machen, näher erläutert und gezeigt, daß die Lichtstrahlen durch Brechung und Reflexion einen längeren Weg in den absorbierenden Pigmenten zurücklegen und daß außerdem eine Verminderung des reflektierenden weißen Lichtes an der Grenze zwischen Luft und Gewebe stattfindet. Durch diese beiden Umstände wird eine Erhöhung der Farbensätti-

gung bewirkt, und tatsächlich fallen die Blumen mit Samtglanz durch ihren intensiven Farbton auf.

Über den Seidenglanz der Kakteenblüten berichtet eine ausführliche Arbeit von Mathä, die die anatomischen Ursachen dieses Glanzes und seine physikalisch-optischen Verhältnisse eingehend untersucht hat. Die Epidermiszellen seidenglänzender Kakteenblüten sind schmal und in der Richtung der Mittelrippe langgestreckt und parallelliegend. Nach außen sind die Zellen nur wenig vorgewölbt. Durch diesen Bau der Epidermis ergibt sich eine Fläche mit zahllosen, feinsten, reflektierenden, parallellaufenden Fäserchen, wodurch dann ein Spezialfall des Seidenglanzes, nämlich der Atlasglanz, verursacht wird. Für diesen Glanz ist charakteristisch, daß die Reflexionsverhältnisse in den verschiedenen Blickrichtungen verschieden sind. Durch geringe Auflagerung von Öltröpfchen, wie sie bei einigen Kakteenblüten gefunden wurden, kann die Stärke des Glanzes noch erhöht werden. Infolge des anatomischen Baues der Epidermis werden nicht einzelne Brennpunkte, sondern Brennlinien reflektiert, welche die ungefähre Länge der Zellen besitzen und zueinander parallel liegen (Fig. 45). Ist die Blickrichtung normal auf diese Brennlinien gerichtet, so ist der Glanz stärker, als wenn die Blickrichtung parallel zu ihnen eingestellt ist. Dieser Wechsel in der Glanzstärke je nach der Blickrichtung ist charakteristisch für den Atlasglanz. Auch je nach der Beleuchtung wechselt seine Stärke; bei diffusem Licht ist der Glanz gering oder tritt überhaupt nicht in Erscheinung, während bei einseitig einfallendem Licht die Wirkung ganz auffallend stark ist.

Bei den Blüten einiger *Mesembrianthemum*-Arten, wie *M. Brunnthaleri*, *Ophtalmophyllum Friederichiae* u. a. kann man einen eigenartigen Metallglanz beobachten. Die Ursache dieses Glanzes ist bisher weder näher beschrieben noch untersucht worden.

In dieser Verbindung sei auch des Blitzens der Blüten Erwähnung getan. Zum erstenmal wurde diese Erscheinung von der Tochter Linnés an den feuergelben Blüten von *Tropaeolum majus* beobachtet. Diese Erscheinung wurde in der Folge von Linné selbst und auch von anderen gesehen. Haggren stellte Ähnliches an den Blüten von *Calendula officinalis*, *Lilium bulbiferum*, *Tagetes patula* und *T. erecta* fest. Auch Th. M. Fries machte solche Wahrnehmungen bei *Papaver orientale*. Molisch (1904, S. 154 ff.), der

zwar nicht selbst Gelegenheit hatte, dieses Phänomen in der Natur zu beobachten, neigt der Ansicht zu, daß es sich beim Blitzen nicht um eine biologische, sondern um eine elektrische Erscheinung handeln dürfte, um so mehr, als er im Versuche mit einer Elektrisiermaschine an den Blüten von *Tropaeolum majus* Lichterscheinungen hervorrufen konnte, die den Beschreibungen über das Blitzen ähnlich sind.

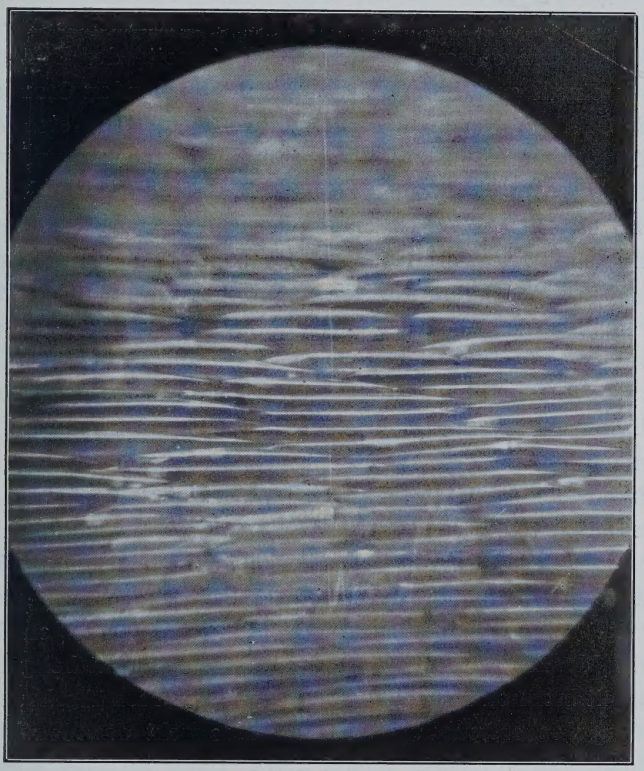


Fig. 45. Mikrophotographische Aufnahme der Oberfläche des Blütenblattes von *Echinocactus longihamatus*. Jede Epidermiszelle zeigt deutlich eine lange Brennlinie. (Nach Mathä.)

Farbenwechsel der Blüten während des Blühens ist mehrfach beobachtet worden. So zeigen die Blüten von *Symphytum officinale* oder von *Myosotis* zu Beginn der Anthese hellrote Färbung, während sie später blau sind. Diese Veränderung beruht auf einem

Wechsel in der Reaktion des Zellsaftes. Bei *Bauhinia scarlatina* erscheinen die Blüten beim Aufblühen in einem prächtigen Orange, das mehr ins Gelbliche hinüberspielt. Im Verlauf der Anthese verändert sich dann die Farbe der Blütenblätter; sie werden feurigrot. Untersucht man die Blütenblätter im Querschnitt, so sieht man, daß, solange sie gelb sind, sie sowohl in der oberen wie unteren Epidermis zwar hellroten gelösten Farbstoff enthalten, in den Zellen der oberen Epidermis aber außerdem noch große gelbe Chromatophoren. Daher erscheint auch in diesem Zustand die Unterseite der Blütenblätter immer in einem gesättigteren, ins Rötliche spielenden Orange, während die Oberseite einen mehr gelben Ton zeigt. Im roten Zustand der Blütenblätter ist der rote Farbstoff in der oberen und unteren Epidermis im Ton viel tiefer und hat außerdem einen leichten bläulichen Stich. Die gelben Chromatophoren in den Zellen der oberen Epidermis sind zwar vorhanden, aber von dem satten Rot ganz überdeckt und kommen kaum zur Geltung. Da die Unterseite der Blütenblätter ziemlich dicht behaart ist, ist die Farbe auf dieser Seite etwas matter.

So wie *B. scarlatina* scheint sich hinsichtlich des Farbenwechsels auch *B. Bongardi* zu verhalten, von der Lindman (1902, S. 19) angibt, daß sie „nach dem Verblühen" purpurrot wird.

Ein auffallender Farbwechsel tritt nach Winkler (1906, S. 254) bei den Blüten von *Helicteres isora* ein. Am ersten Tag der Anthese ist der Kelch grünlichgelb und ebenso auch die Blumenblätter in ihrem unteren Drittel, das durch schwärzliche Drüsen schmutzig aussieht. Die beiden oberen Drittel der Blütenblätter zeigen dagegen ein zartes, dunkles Graublau. Der Androgynophor ist hellgelb, nach oben zu mit braunen Drüsen besetzt und hinten rosa überhaucht. Am Nachmittag des ersten Tages der Anthese geht das Graublau der Blütenblätter allmählich in Violett über. Dann wird der Kelch nach und nach rein chromgelb, und gegen Abend ist das Violett der Blütenblätter in Rot umgeschlagen. Am zweiten Tage der Anthese sind die Blütenblätter fleischrot mit einem feinen Stich ins Violette. Die schwarzen Flecken an ihrer Basis sind in Braun übergegangen.

Für die Änderung der Blütenfarben sind nach Weiße (1923) vor allem das Licht und die Temperatur ausschlaggebend; doch können die oben angeführten Veränderungen bei *Bauhinia* und *Helicteres* kaum so erklärt werden. Nun hat Molisch (1930 a, S. 80 ff.)

in Indien an einer Reihe von Blüten Farbenänderung während der Anthese festgestellt. In den meisten Fällen tritt ein Umschlagen von Weiß in Rot auf (*Hibiscus mutabilis*, *Capparis horrida*, *Quisqualis indica*, *Datura metel*). Bei anderen Blüten ändert sich das Weiß in Gelb (*Brunfelsia* spec.) oder Blauviolett in Weiß (*Franciscea latifolia*) oder Gelb in Lachsrot (*Hibiscus tiliaceus*). Die Farbenänderung von Weiß in Rot tritt aber nur bei Gegenwart von freiem Sauerstoff ein. Werden zum Beispiel noch weiße Blüten der angeführten Arten unter Wasser gehalten, wodurch der Sauerstoff der Luft abgeschlossen ist, so bleiben sie weiß, während Kontrollblüten bereits die rote Färbung angenommen haben. Wird dem Wasser aber Wasserstoffsuperoxyd beigefügt, so tritt auch bei den unter Wasser gehaltenen Blüten die Umfärbung ein. Es ist nach diesen Versuchen für die Entstehung des Anthokyans der freie Sauerstoff notwendig.

Die Chemie des Bodens ist für die Blütenfarbe im allgemeinen ohne Einfluß. Nur bei *Hydrangea hortensis* wird nach Molisch (1897) die sonst rosa Blütenfarbe durch Beimengung von Eisenvitriol oder Alaun zur Kulturerde in eine blaue umgewandelt, was in der gärtnerischen Praxis vielfach angewendet wird. Hier sei nur erwähnt, daß die Hortensien auf Java durchwegs blaue Blütenfarbe zeigen und daß dort Hortensien mit rosa Blüten selten sind. Diese Tatsache mag wohl mit der Aluminiumhältigkeit des vulkanischen Bodens Javas im Zusammenhang stehen.

Eine zusammenfassende Darstellung der Blütenfarben und der Farbstoffe gibt Möbius in seinem Buch über „Die Farbstoffe der Pflanzen".

e) Duft und Duftentleerung

Trotzdem die Blütenbiologen die Wichtigkeit des Blütenduftes für die Anlockung der Insekten längst erkannt haben, in mancher Beziehung seine Bedeutung vielleicht sogar überschätzt haben, sind unsere positiven Kenntnisse über die Chemie der Duftstoffe, über deren Sitz in der Blüte, über die Art ihrer Entleerung recht gering.

Eine Gruppierung der Blumendüfte gibt Kerner (1898, S. 179 ff.), die, wie er selbst sagt, keinen Anspruch auf Vollständigkeit und auf Unfehlbarkeit machen kann. Jeder, der einmal den Versuch unternommen hat, einen Blütenduft näher zu bestimmen, wird wissen, wie schwierig es ist, einen Geruch zu beschreiben oder mit Bekanntem

zu vergleichen. Viel hängt auch vom Beobachter und seiner Geruchsempfindung ab. Düfte, die der eine deutlich wahrnimmt, sind für andere kaum oder überhaupt nicht bemerkbar. Hierzu kommt noch, daß wir wohlbekannte Gerüche, die wir mit einer bestimmten Blüte in Verbindung zu bringen gewohnt sind, z. B. Nelkenduft, wohl ohne weiteres bezeichnen können, wenn wir ihn an Nelken riechen, wenn wir ihn dagegen an einer anderen Blüte verspüren (z. B. bei *Posoqueria*), ihn zwar als uns bekannt erkennen, ohne ihn aber bezeichnen zu können. Es bedarf da einer langen Übung, um Blumendüfte so beschreiben zu können, daß man anderen eine Vorstellung davon beibringen kann. Auch die Stärke eines Duftes wirkt verschieden; während geringe Konzentrationen angenehm wirken und eine bestimmte Deutung zulassen, ist derselbe Duft in starker Konzentration unangenehm, oft stinkend und fremdartig. Die Bestimmung eines Geruches durch unseren Geruchsinn wird jedenfalls immer ungenau und subjektiv abgestimmt bleiben. Es ist daher die Einteilung der Düfte von K e r n e r lediglich ein vorläufiger Behelf, da sie nicht auf der Basis chemischer Untersuchungen aufgebaut ist. Derartige Untersuchungen fehlen aber vorläufig noch fast gänzlich.

Die K e r n e r sche Einteilung umfaßt folgende fünf Gruppen von Blumendüften:

1. I n d o l o i d e Düfte. Es sind das jene stinkenden Düfte, die bald aasartig sind (*Aristolochia grandiflora*, *Arum nigrum*, *Rafflesia*), bald an faulende Fische (*Aristolochia ringens*), an saure Bierhefe (*Xylobium squalens*) usf. erinnern. Wie weiter unten noch ausgeführt werden soll, haben diese Düfte chemisch aber weder mit Skatol noch mit Indol etwas zu tun.
2. A m i n o i d e Düfte. Bei *Crataegus monogyna* und *C. pentagyna* haben K l e i n und S t e i n e r (1928) Trimethylamin nachgewiesen. Der eigentümliche Duft der *Crataegus*-Blüten kommt auch noch anderen Blüten zu, bei denen von den genannten Autoren zum Teil ebenfalls Trimethylamin nachgewiesen wurde (*Sorbus latifolia*, *Pirus piraster*, *Clematis vitalba* usw.). Andere Amine wie i-Butylamin wurden gefunden bei *Berberis vulgaris*, *Mahonia aquifolium*, *Viburnum lantana* u. a.; i-Amylamin bei *Mahonia aquifolium*, *Pirus piraster*, *Sorbus aria*, *Cornus sanguinea* usw.; Methylamin bei *Mercurialis annua* und *M. perennis*.

3. Benzoloide Düfte. Es sind dies Düfte, die von sogenannten aromatischen Körpern ausgehen. „Es sind das Verbindungen mit einem Benzolkern, wo die verschiedenen Wasserstoffe des Benzols durch Alkoholradikale und Säureradikale ersetzt sind" (Kerner). So wurde bei *Dianthus*-Arten Eugenol, Kumarin bei *Asperula odorata*, Vanillin bei *Heliotropium*, *Maxillaria rufescens* nachgewiesen. In diese Gruppe gehören die Düfte der meisten wohlriechenden Blüten.
4. Paraffinoide Düfte. Genauer ist nach Kerner der Duft verschiedener *Valeriana*-Arten bekannt, bei denen Valeriansäure nachgewiesen wurde, Rautenöl bei *Ruta graveolens* und andere.
5. Terpenoide Düfte. Die Stoffe, welche diesen Düften eigen sind, kommen meistens in besonderen Drüsen, äußeren oder inneren, des Gewebes vor. Hierher gehört der Duft der *Citrus*-Arten, von *Pittosporum tobira*, *Vanda suavis*, *Dictamnus*, *Lavandula* usw.

Einen Beginn der so nötigen exakten Untersuchung der Duftstoffe stellt die bereits erwähnte Arbeit von Klein und Steiner dar. Sie bezieht sich in erster Linie auf jene Gerüchte, die Kerner als indoloid und aminoid bezeichnet.

Was die indoloiden Düfte, also die aasartigen und fäzesartigen, betrifft, so konnte bei keinem der zahlreichen untersuchten Gerüche Indol oder Skatol gefunden werden. Bei allen untersuchten Pflanzen konnten aber außer Ammoniak auch ein oder mehrere Amine nachgewiesen werden. Die verschiedenen Amine riechen allerdings in reiner Form etwas anders als die Blüten, so daß möglicherweise noch andere Grundstoffe in Betracht kommen, die aber nicht nachgewiesen werden konnten. Sicher aber sind die gefundenen Amine eine Geruchskomponente.

Bei den verschiedensten Aasblumen trifft man immer wieder auf eine gewisse braunpurpurne Blütenfärbung. Da es sich bei den Besuchern dieser Blumen um Aasfliegen und Aaskäfer, also um ausgesprochene Geruchstiere handelt, kann diese Blütenfärbung nicht als Anlockungsmittel gedeutet werden, wie es allerdings öfters in blütenbiologischen Arbeiten geschieht. Klein und Steiner (1928, S. 701) führen diese Färbung auf die stark entwickelte Basenproduktion in diesen Blumen zurück, wodurch der Zellsaft allmäh-

lich schwach alkalisch wird und daher eine purpurne bis violette Färbung des Anthokyans bewirkt, die dann als Deckfarbe auf dem fleischigen Gewebe die dunklen Farbentöne verursacht.

Die aminoiden Düfte enthalten außer Ammoniak und bestimmten Aminen sicher keine anderen Duftstoffe. Bei ihnen sind die Amine die spezifischen Anlockungsstoffe für die Insekten. Die Anlockungsmittel der Blumen mit indoloiden und aminoiden Düften sind also Eiweißspaltprodukte.

Das Vorkommen von Vanillin bei *Maxillaria rufescens* stellte Porsch (1905, S. 172) fest gelegentlich der Vornahme einer Holzreaktion mit Phloroglucin und Salzsäure, um eine möglicherweise vorhandene Verholzung der verdickten Basalteile der Haare auf dem Labellum nachzuweisen. Die angewandte Reaktion ergab zwar in dieser Hinsicht ein negatives Resultat, aber es färbten sich die Epidermiszellen des Randes und der Unterseite des Labellums rotviolett. Da diese Reaktion gleichzeitig eine Reaktion auf Vanillin ist, außerdem die Blüte intensiv nach Vanille riecht, so wurde auf diese Weise das Vorhandensein von Vanillin in den erwähnten Teilen des Labellums nachgewiesen. Andere Reaktionen auf Vanillin lieferten nur eine Bestätigung des Befundes.

Die Feststellung des Sitzes der Duftstoffe ist namentlich bei jenen Blumen von Wichtigkeit, bei denen die Fernanlockung der Besucher durch den Duft erfolgt. Bei *Aristolochia grandiflora* konnte gezeigt werden, daß allein die Lippe als Sitz des Duftes in Betracht kommt, daß aber nicht alle Teile der Lippe den Geruch in gleicher Stärke ausströmen. Es nimmt vielmehr der Duft gegen den Eingang zur Reuse an Stärke zu (Cammerloher 1923 c, S. 182 und 190). Daraus erklärt sich auch, daß die Fliegen, wenn sie einmal auf die Lippe gelangt sind, rasch zum Eingang und auf den Hintergrund kommen, von wo sie dann in die Reuse abstürzen. Bei *Arum nigrum* ist es allein die Keule, die den Duft ausscheidet (Knoll 1926). Sie bildet das Mittelstück der ganzen „Blume", und sowohl sie, wie die Innenseite der sie umgebenden Spatha ist für Insekten ungangbar. Es ist also die Lokalisierung des Duftes gerade in der Mitte des *Arum*-Blütenstandes von einer gewissen Bedeutung für den Insektenfang.

Über die Austrittstellen der Duftstoffe liegen nur wenige Untersuchungen vor. Bei den nach Aas duftenden Blüten und Blüten-

ständen, bei denen der Geruch auf dem Vorhandensein von Aminen beruht, die gasförmig abgegeben werden, dürfen wir vermuten, daß diese durch Spaltöffnungen nach außen gelangen. So besitzt die Keule von *Arum nigrum* zahlreiche eingesenkte Spaltöffnungen, welche dem Keulenstiele fehlen (Knoll 1926, S. 408). Die Lippe von *Aristolochia grandiflora* besitzt allerdings keine Spaltöffnungen, dagegen sind solche auf dem dunkelpurpurnen, am stärksten duftenden Hintergrund in großer Zahl vorhanden (Cammerloher 1923 c, S. 189). Bei *Brugmansia* und *Rafflesia* hat der ganze Spalt-

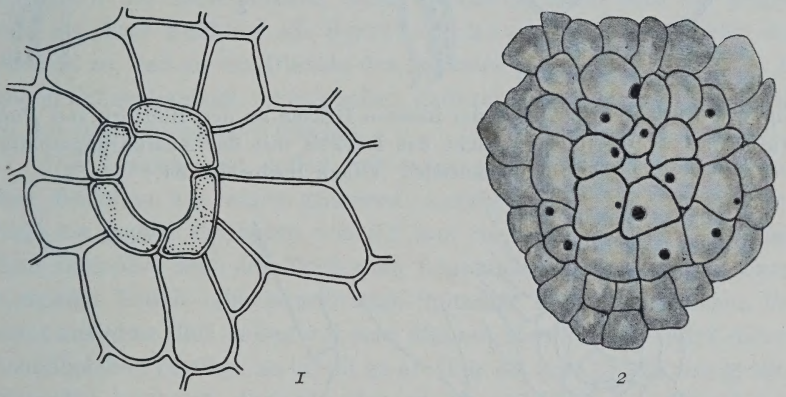


Fig. 46. Spaltöffnung von 1 *Brugmansia Zippelii*, beide Schließzellen sind je einmal geteilt. Die Schließzellen sind etwas über die umgebenden Epidermiszellen geschoben. 2 *Rafflesia Rochussenii*, Warze mit Spaltöffnung. Die beiden Schließzellen haben sich in sechs Tochterzellen geteilt.

öffnungsapparat der Perianthblätter eine Umbildung erfahren, und es liegt die Vermutung nahe, daß diese umgebildeten Spaltöffnungen (Fig. 46, 1 u. 2) die Austrittstellen der Duftstoffe sind (Cammerloher 1920, S. 161 ff.).

Bei Gerüchen, die an ätherische Öle gebunden sind, werden besondere Einrichtungen zu erwarten sein, die den Austritt des Öles ermöglichen. Porsch (1906 b) fand an den Blütenblättern von *Boronia megastigma*, einer Rutacee, innere Drüsen, deren Entleerungsapparat im Bau ganz dem entspricht, den Haberlandt an den Laubblättern verschiedener Rutaceen beschrieben hat (Fig. 47). Oberhalb des Drüsenraumes liegt ein Drüsendeckel, der gewöhnlich aus zwei bis vier Zellen zusammengesetzt ist. Zwischen diesen Deckel-

zellen bestehen präformierte Spaltwände, in denen dann die Ausführungsspalte entsteht, durch die das unter Druck der Wandzellen stehende Sekret nach außen gelangt. Die ebenfalls wohl-

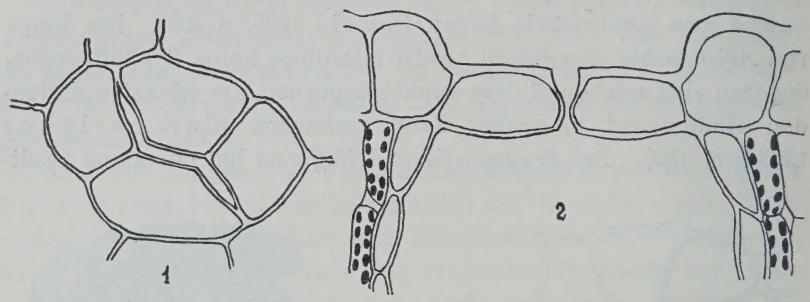


Fig. 47. Entleerungsapparat der inneren Drüsen an den Blättern von *Ruta graveolens*. *1* Oberflächenansicht des Deckels mit der Ausführungsspalte; *2* Querschnittsansicht. (Nach Haberlandt.)

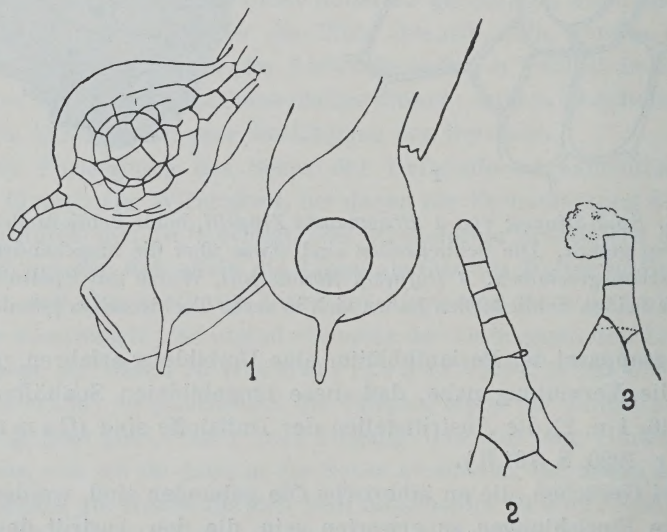


Fig. 48. *Dictamnus albus*. *1* Drei Drüsen an einem Staubfaden; in zwei Drüsen der Umriß der durchschimmernden Öltropfen eingezeichnet. *2* Drüsenschnabel mit nicht ganz abgebrochener Spitze. *3* Drüsenschnabel mit abgebrochener Spitze und ausgetretenem Öl. (Nach Detto.)

riechenden Blüten von *Boronia elatior* besitzen in ihren Kronenblättern keine inneren Drüsen.

Äußere Drüsen, die ein ätherisches Öl ausspritzen, welches einen angenehm zitronenartigen Geruch besitzt, kommen bei *Dictamnus albus* vor. Diese Drüsen sitzen verstreut am Stengel oberhalb der Blattregion, sehr dicht an den Blütenstielen, auf der Außenseite des Kelches, auf dem Fruchtknoten, verstreut auf der Unterseite der Blütenblätter und dann in großer Zahl an den Spitzen der Staubblätter dicht unter den Antheren. Die Drüsen sind kugelig oder birnförmig, sitzen auf einem kurzen Stiel und besitzen an ihrem oberen Ende ein langes haarartiges Spitzchen (Fig. 48, 1). Detto (1903, S. 184 ff.), der diese Drüsen näher beschrieben hat und sie wegen der Art ihrer Funktion als Spritzdrüsen bezeichnet, neigt der Ansicht zu, daß sie im Dienste des Schutzes gegen Tiere stehen, z. B. gegen Schneckenfraß. Auch sollen dadurch Ameisen am Eindringen in die Blüte verhindert werden.

Die Drüsen sind außen mit einer glatten Kutikula überzogen und bestehen aus einer größeren Anzahl von Zellen. Im Innern liegt ein großer Öltropfen von 0,1 mm im Durchmesser. Zwischen dem Öltropfen und der Epidermis liegen mehrere Schichten sezernierender Zellen. Das haarförmige Spitzchen oder Schnäbelchen besteht aus etwa fünf Zellen mit sehr dünnen Membranen. Wird dieses Schnäbelchen berührt, so bricht es ab (Fig. 48, 2 u. 3), und ein großer Öltropfen erscheint, der entweder am Stumpf hängen bleibt oder in kleinen Tröpfchen weggespritzt wird.

f) Blüte und Blütenstand als Ganzes

Schon in früheren Abschnitten wurde gelegentlich auf anatomische und physiologische Untersuchungen hingewiesen, durch welche ganze Blüten oder Blütenstände blütenbiologisch verständlich gemacht wurden. Es wird daher genügen, in diesem Abschnitt nur noch einige wenige derartige Untersuchungen anzuführen.

Ein Phänomen, das lange Zeit überhaupt ein Rätsel blieb, ist die Wärmeentwicklung in Blüten und Blütenständen. Am auffallendsten tritt diese Erscheinung wohl bei Araceenblütenständen auf. Ist diese Tatsache, wie gesagt, erst lange ganz unerklärlich geblieben, so sah später die Blütenbiologie hierin ein Anlockungsmitel für Insekten. Auch Leick (1915) neigt noch dieser Ansicht zu, wenn er sagt: „Alle ansehnlichen Temperatursteigerungen, die bisher bei Araceen beobachtet wurden, können sehr wohl als Anlockungsmittel für Bestäuber

aufgefaßt werden." Er unterscheidet auch vier verschiedene Erwärmungstypen bei den Araceen, je nachdem, auf welche Zone des Kolbens die stärkste Erwärmung lokalisiert ist. Ohne auf die Untersuchungen Leicks weiter einzugehen, soll gleich auf die Arbeit von Knoll (1926, 411 u. 468 ff.) verwiesen werden, aus der klar zu ersehen ist, welche Ursachen der Wärmeentwicklung zugrunde liegen. Nur während des ersten Tages der Anthese sendet die Keule von *Arum nigrum* bedeutende Wärmemengen aus, und in dieser Zeit wird auch von ihr der starke, früher schon erwähnte Duft entwickelt. Am zweiten Tage ist nur selten mehr der Kotgeruch zu verspüren, und eine Wärmeerzeugung der Keule ist kaum mehr zu bemerken. Wie schon auf Seite 80 erwähnt wurde, enthalten die verschiedenen Teile des Kolbens beträchtliche Mengen von Stärke. Diese wird, während die Antheren heranreifen, unter beträchtlicher Wärmeentwicklung verbrannt.

Um die in der Blütenbiologie vielfach vertretene Ansicht, die Wärmeentwicklung sei ein Anlockungsmittel, und die Insekten suchten eine warme, schützende Nachtherberge auf, nachzuprüfen, machte Knoll Versuche mit seinen *Arum*-Glasmodellen, die durch einen elektrischen Heizkörper erwärmt wurden. Die Versuche fielen negativ aus; es fingen sich nur in den ungeheizten, mit einem Köder versehenen Modellen Insekten. Damit ist die Theorie von dem warmen Obdach widerlegt.

Bei einer Anzahl von *Aristolochia*-Arten ist die zwischen Lippe und dem Kessel eingeschaltete Reuse mit eigenartigen Haaren, den sogenannten Reusenhaaren, ausgekleidet. Am ersten Tage der Anthese sind diese Haare steif und mit ihrer Spitze nach abwärts gegen den Kessel zu gerichtet. Durch ihren eigenartigen Bau wird den Insekten, die in die Reuse gelangt sind, der Ausgang versperrt. Den einfachsten Bau zeigen die Reusenhaare von *A. clematitis* (Fig. 49, 1). Das einzelne Haar steht in einer seichten Einsenkung und besteht aus dem Fuß, dem Gelenk und dem eigentlichen Haar. Es ist auch, wie an anderer Stelle schon erwähnt wurde, mit einem schmierigen Wachsüberzug versehen und auch aus diesem Grunde für Insekten ein ungangbares Hindernis. Am zweiten Tage der Anthese sind die Reusenhaare verschrumpft, schraubenzieherartig eingedreht und geben den gefangenen Insekten den Ausweg frei.

Diese Reusenhaare sind eine der technisch vollkommensten Einrichtungen, die wir im Pflanzenreich kennen, und dabei mit den einfachsten Mitteln erreicht.

Was den anatomischen Bau der Reusenhaare von *A. clematitis* anlangt, so besteht der Fuß aus zwei bis drei Fußzellen, von denen die oberste etwas über die umgebenden Epidermiszellen hervortritt

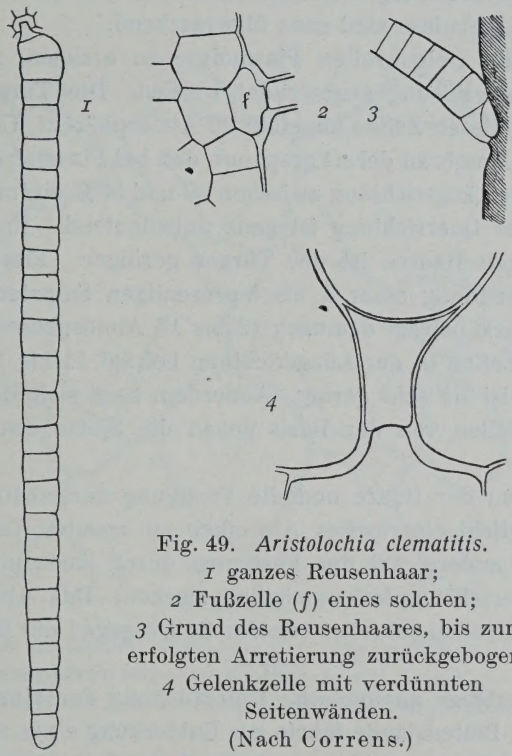


Fig. 49. *Aristolochia clematitis.*
1 ganzes Reusenhaar;
2 Fußzelle (*f*) eines solchen;
3 Grund des Reusenhaares, bis zur erfolgten Arretierung zurückgebogen;
4 Gelenkzelle mit verdünnten Seitenwänden.
(Nach Correns.)

(Fig. 49, 2) und an die Gelenkzelle angrenzt. Auffallend an dieser Fußzelle ist vor allem die stark verdickte Außenmembran. Die Gelenkzelle dagegen besitzt eine dünne Membran (Fig. 49, 4). Die Basalzelle des Haares, an die sich die Gelenkzelle exzentrisch ansetzt, besitzt nach oben einen Buckel, der beim Aufwärtsbiegen des Haares an die Epidermis anstößt und daher nur bis zu einer bestimmten Grenze ein Abbiegen des Haares zuläßt (Fig. 49, 3). Bei anderen *Aristolochia*-Arten sind die Reusenhaare derart gebaut, daß

auch ein seitliches Abbiegen unmöglich ist. In diesem Falle verbreitert sich das eigentliche Haar gegen die Basis zu, so daß die hierdurch entstehenden seitlichen Vorwölbungen gleichfalls als Arretiervorrichtungen wirken (Fig. 33).

Die Größe, Festigkeit und Steifheit der Haare wird lediglich durch den Turgor in den Zellen erreicht. Correns (1891 a, S. 165) hat die Größe des Turgors in den Zellen dieser Reusenhaare gemessen; die Ergebnisse sind ganz überraschend.

Um in den Gelenkzellen Plasmolyse zu erzielen, mußte eine 7½%ige Salpeterlösung angewendet werden. Die Turgorkraft beträgt daher in diesen Zellen ungefähr 22 Atmosphären! Unter diesem Druck ist die Membran derart gespannt, daß bei Plasmolyse eine Verkürzung in der Längsrichtung zwischen 20 und 30% eintrat. Die Verkürzung in der Querrichtung ist ganz unbedeutend. In den Zellen des eigentlichen Haares ist der Turgor geringer. Plasmolyse trat hier bei Anwendung einer 4 bis 5 prozentigen Salpeterlösung ein; der Turgordruck beträgt demnach 12 bis 15 Atmosphären. Die Verkürzung der Zellen in der Längsrichtung beträgt 11 bis 18%; in der Querrichtung ist sie sehr gering. Außerdem zeigt sich, daß der Turgor in den Zellen von der Basis gegen die Spitze des Haares zu abnimmt.

Dieser Bau der Haare und die Festigung derselben durch den Turgor ermöglicht ein rasches Abwelken am zweiten Tage der Anthese. Jede andere Art der Festigung durch mechanische Zellen würde ein Verschrumpfen unmöglich machen. Das Absterben der einzelnen Haarzellen schreitet von der Spitze gegen die Basis weiter.

Die planmäßige anatomische Untersuchung der einzelnen Teile der Blüte und Blütenstände führte zur Entdeckung eines neuen eigenartigen Durchlüftungssystems. Nach den Untersuchungen von Knoll (1923) besitzen die Spathen verschiedener *Arum*-Arten, wie *A. nigrum*, *maculatum* und *italicum*, in ihrer äußeren Epidermis sehr zahlreiche Spaltöffnungen. Die Epidermis im Kesselinnern dagegen weist nur ganz vereinzelte Spaltöffnungen auf. Die innere Kesselepidermis zeigt aber eine andere Eigentümlichkeit. Überall, wo drei Epidermiswände zusammenstoßen, wird eine Lücke gebildet. Diese Lücken sind von sehr verschiedener Größe (Fig. 50); sie sind von keiner Kutikula überspannt und münden daher frei ins Kesselinnere. Wer-

den Flächenschnitte der Innenepidermis auf einen Wassertropfen gelegt, so sieht man bei mikroskopischer Betrachtung aus den Epidermislücken bald kleine Wassertröpfchen hervorquellen. Es stehen also die Epidermislücken tatsächlich mit den Interzellularen des Mesophylls in Verbindung. Da diese aber anderseits wieder mit den Spaltöffnungen der Außenepidermis im Zusammenhang stehen, so ist auf diesem Wege: Spaltöffnungen der Außenseite — Interzellularen

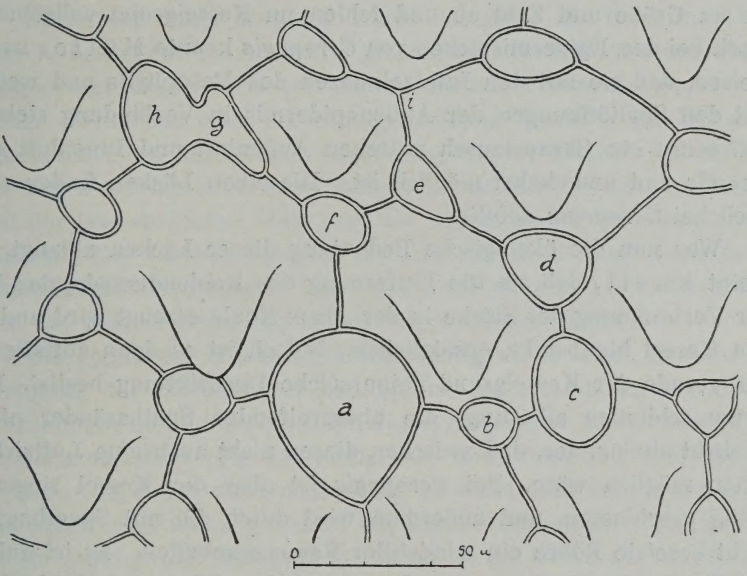


Fig. 50. *Arum maculatum.* Flächenansicht der papillösen Lückenepidermis von der Übergangsstelle zwischen Spathahals und Kessel (*a*—*h* verschiedene Epidermislücken; *i* unterbliebene Lückenbildung). (Nach Knoll.)

— Epidermislücken der Innenfläche ein Gasaustausch zwischen der Außenluft und der Innenluft des Kessels möglich. Da in der Innenepidermis der Spatha Spaltöffnungen fast ganz fehlen, so treten die Epidermislücken als Ersatz für die fehlenden Spaltöffnungen ein. In der Spatha von *Sauromatum guttatum* kommen in der Kesselepidermis keine Lücken vor; hier sind aber zahlreiche funktionstüchtige Spaltöffnungen vorhanden.

Es ist nun recht auffallend, daß ganz ähnliche Epidermislücken in den Blüten einer zweiten Pflanze gefunden wurden, die zwar ver-

wandtschaftlich sehr weit entfernt von *Arum* steht, die aber blütenökologisch demselben Blumentypus angehört. Bei *Ceropegia Woodii* entspricht die Anordnung der Lücken in der Innenepidermis des Kessels vollkommen der Verteilung der Spaltöffnungen in der Außenepidermis (L. Müller 1926). Die ersten Lücken treten am Übergangsstück von der Röhre zum Kessel auf. Die zahlreichsten Lücken und in ihrer mächtigsten Ausbildung finden sich in der Umgebung der größten Kesselweite. Gegen den Kesselgrund zu nehmen sie an Größe und Zahl ab und fehlen im Kesselgrund vollständig. Auch bei den Epidermislücken von *Ceropegia* konnte Müller nachweisen, daß sie mit den Interzellularen des Mesophylls und weiter mit den Spaltöffnungen der Außenepidermis in Verbindung stehen, daß somit ein Gasaustausch zwischen Außenluft und Innenluft des Kessels und umgekehrt möglich ist. Dieselben Lücken finden sich auch bei *Ceropegia debilis*.

Was nun die ökologische Bedeutung dieser Lücken anlangt, so meint Knoll, daß sie die Entfernung des Kohlendioxyds, das bei der Verbrennung der Stärke in der *Arum*-Keule erzeugt wird und in den Kessel hinabsinkt, ermöglichen. Jedoch ist es dann auffallend, daß gerade der Kesselgrund keine solche Durchlüftung besitzt. Bei *Arum* schließen allerdings die übergreifenden Spatharänder nicht so dicht aneinander, daß zwischen diesen nicht auch eine Luftzirkulation möglich wäre. Bei *Ceropegia* ist aber der Kessel ringsum völlig geschlossen, und außerdem wird durch die mit Sperrhaaren dicht besetzte Röhre ein windstiller Raum geschaffen. Es ist daher bei *Ceropegia* ein Gasaustausch nur auf dem Wege der Epidermislücken zu den Spaltöffnungen möglich. L. Müller vermutet nun, daß die im Kessel gefangenen Insekten durch das im Kesselgrund sich ansammelnde Kohlendioxyd veranlaßt werden, höher gelegene Zonen mit atembarer Luft aufzusuchen und dadurch dem Ausgang des Kessels nähergebracht werden, worauf sie dann, wenn die Sperrhaare verwelkt sind, desto rascher mit den anhaftenden Pollinien ins Freie und damit zu anderen Blüten gelangen.

Beim Blütenbesuch durch die Insekten werden die Blüten sowohl als Ganzes wie auch ihre einzelnen Teile in verschiedenem Maße mechanisch beansprucht. Diese Inanspruchnahme erfolgt nicht allein durch das Körpergewicht der Tiere, sondern oft auch durch die Kraft-

anstrengung, welche diese machen müssen, um zum Honig oder anderen Futterstoffen zu gelangen. Nicht immer verteilen sich diese Kräfte gleichmäßig auf die ganze Blüte; meist werden einzelne Teile derselben in besonderem Maße beansprucht, oder aber die Blüte wird nur einseitig in Mitleidenschaft gezogen, wie es besonders bei zygomorph gebauten Blüten der Fall ist, bei denen der Zutritt ins Innere der Blüte und deren Ausbeutung nur in einer bestimmten Richtung möglich ist.

Es werden daher an jenen Teilen der Blüte, die beim Insektenbesuch besonders in Anspruch genommen werden, gewisse Festigungseinrichtungen vermutet werden dürfen, welche sie gegen vorzeitige Verletzung oder Zerstörung schützen. Da aber die Blüte im allgemeinen ein kurzlebiger Organkomplex der Pflanze ist, werden nur selten mechanische Gewebselemente zu finden sein; die Festigkeit der beanspruchten Teile wird auf andere Weise erreicht werden müssen. Die Untersuchungen, die sich mit derartigen biomechanischen Fragen beschäftigen, sind nicht sehr zahlreich, obwohl es sich hier um sehr interessante, technische Probleme handelt.

Ein Typus, der anscheinend sehr häufig wiederkehrt, und der die Festigung der Blütenblätter bedingt, ist die Ausbildung von bogig gekrümmten Blütenblatteilen. Bei den zygomorphen Blüten von *Thunbergia grandiflora* (Fig. 24) endigt die Kronröhre mit fünf großen Lappen, von denen zwei nach oben, je einer nach rechts und links und einer nach unten gerichtet ist; dieser letztere ist etwas größer als die anderen und bildet die Sitzfläche für die Besucher. Wie früher erwähnt, sind auf Java die ausschließlichen Bestäuber dieser *Thungergia*-Art die großen, schwarzen Holzbienen, *Xylocopa latipes*. Die ganze Blumenkrone ist verhältnismäßig zart; die Kronlappen sind weich, an den Rändern gewellt und geschmeidig. Nur der untere, größte, fühlt sich fester an, namentlich an der Stelle, die unmittelbar vor dem Eingang zur Kronröhre liegt und auf der die Holzbienen sich beim Blütenbesuch niederlassen. Die größere Festigkeit dieser Stelle läßt einen anderen anatomischen Aufbau vermuten, als er den übrigen Teilen der Blumenkrone zukommt. Allein die Untersuchung zeigt, daß die Blumenkrone in allen Teilen gleich gebaut ist. Außer einer zarten oberen und unteren Epidermis besteht sie aus dünnwandigem Grundgewebe. Die größere Festigkeit dieses unteren, großen Kronlappens wird allein durch eine bogenförmige Krümmung

erreicht, die sowohl in der Längsachse dieses Lappens als auch in der darauf senkrechten Achse durchgeführt erscheint (Fig. 51). Diese Ausbildung genügt vollkommen, um diesem Kronlappen die nötige Festigkeit zu geben, um das Gewicht der großen Tiere zu tragen; sie genügt aber auch, um diesen Blütenteil vor Verletzung durch die Krallen der Holzbienen zu schützen. Bei dem regen Blütenbesuch durch *Xylocopa latipes* findet man hier fast nie Risse, während die

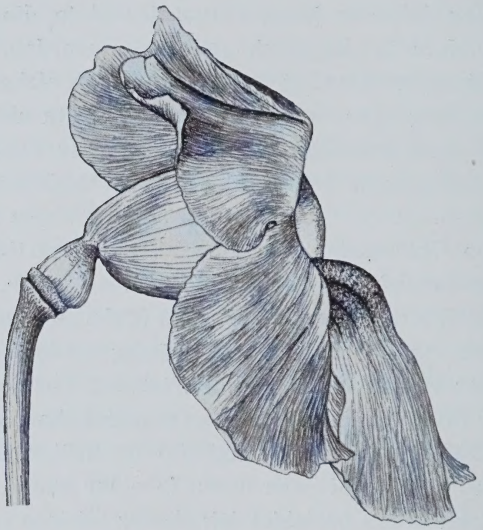


Fig. 51. *Thunbergia grandiflora.*
Blüte von der Seite ohne die beiden Hüllblätter.

anderen Lappen, auf die sich die Holzbienen nur gelegentlich niederlassen, schon nach wenigen Stunden zerfetzt sind.

Wiederholt sich an einem Blütenblatt oder an einem Teil eines solchen diese bogige Ausbildung mehrfach in paralleler Richtung, so kommen Bildungen zustande, die in der Form an Wellblech erinnern. Als Beispiel einer solchen Wellblechkonstruktion möge die eigentümliche Ausbildung auf der Unterlippe von *Linaria cymbalaria* dienen, die von L. Müller (1929 b) hinsichtlich ihres anatomischen Baues untersucht wurde.

Auch bei *Linaria cymbalaria* wird die Festigkeit der Unterlippe in erster Linie dadurch bewirkt, daß sich auf ihr zwei hohle Wülste

emporwölben und zwar gerade an der Stelle, wo sich die besuchenden Insekten niederlassen (Fig. 52, 1). Erhöht wird diese Festigkeit noch durch quer verlaufende Rillen (Fig. 52, 2) auf diesen Wülsten. Diese Rillen laufen aber nicht einheitlich über die Wülste, sondern bilden unterbrochene kurze Leisten. An der Bildung dieser Leisten sind sowohl die Epidermis als auch darunterliegende Gewebsschichten beteiligt. Teilweise ist die Epidermis abgehoben (Fig. 52, 3).

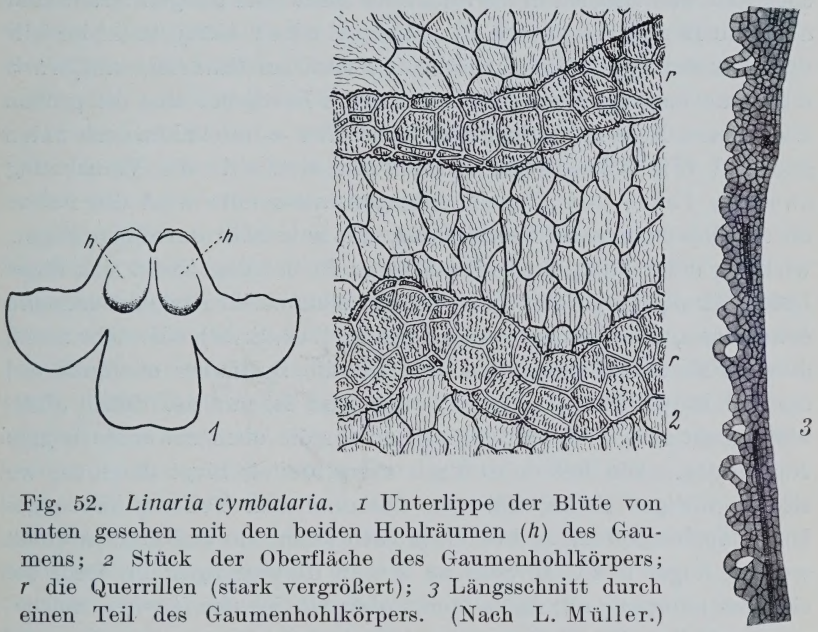


Fig. 52. *Linaria cymbalaria.* *1* Unterlippe der Blüte von unten gesehen mit den beiden Hohlräumen (*h*) des Gaumens; *2* Stück der Oberfläche des Gaumenhohlkörpers; *r* die Querrillen (stark vergrößert); *3* Längsschnitt durch einen Teil des Gaumenhohlkörpers. (Nach L. Müller.)

Die Kutikula dieser Querrillen besitzt eine kräftige Längsriefelung. Diese Ausbildung der gesamten Oberfläche der Unterlippenwülste zeigt jenen Bau, der oben mit dem Ausdrucke Wellblechkonstruktion bezeichnet wurde. Durch das Gewicht und auch durch den aktiven Druck des besuchenden Insekts werden besonders die Gaumenteile der Unterlippe, welche ja die erwähnte anatomische Ausbildung zeigen, starken Druck- und Zugspannungen ausgesetzt. Es muß daher die Unterlippe biegungsfest gebaut sein, und außerdem muß sie genügend Elastizität besitzen, um nach Aufhören der einwirkenden Kräfte wieder in ihre frühere Lage zurückkehren zu können. Versuche haben gezeigt, daß die Biegungsfestigkeit und die Elastizität

des Gewebes selbst bei starker Beanspruchung eine sehr große ist. Die Wellenberge werden dabei flacher, die Wellentäler breiter; nach Aufhören der einwirkenden Kraft kehren sie elastisch in ihre ursprüngliche Lage zurück. Die örtlich abgehobene Epidermis erleichtert dabei sicherlich die Bewegung.

Auch bei den Papilionaceen werden die Blüten durch die besuchenden Insekten einseitig belastet. In der Regel ist es das Schiffchen, das den Besuchern als Sitzfläche dient. Bei einigen Arten sind aber die Blüten resupiniert (Cammerloher 1925), und hier bildet dann die Fahne die Sitzfläche. So wird bei *Canavalia ensiformis* durch die Last des sitzenden Tieres — die Bestäuber sind die großen Holzbienen, *Xylocopa latipes* und *X. coerulea* — die Fahne nach unten gedrückt (Fig. 25). Dieser Kraft wirkt einerseits die Verzahnung zwischen Fahne und Flügeln entgegen, anderseits wird die Fahne durch zwei halbrunde Kelchlappen, die unterhalb derselben liegen, wirksam unterstützt. In weit stärkerer Ausbildung findet sich diese Unterstützung durch den Kelch bei der südamerikanischen *Canavalia bonariensis*, die aber nach Lindman (1902, S. 54) eine sehr zarte, dünne Fahne besitzt und bei der sich die Bestäuber ebenfalls auf der Fahne niederlassen. Bei *C. ensiformis* ist nun die Fahne allerdings nicht zart. Wir finden auch an ihr die oben erwähnte bogige Ausbildung. Die Fahne ist flach ausgebreitet, biegt dann da, wo sie die übrigen Blütenblätter berührt und zum Teil mit ihnen gelenkig verbunden ist, rechtwinklig nach unten um und geht in einen weißen Nagel über. Gerade an dieser Umbiegungsstelle fühlt sie sich fast knorpelig an; dabei fehlen aber im Gewebe jedwede mechanischen Zellen. Die Festigung wird allein durch den bogigen Bau und durch den Turgor in den Zellen erreicht. Der flache Teil der Fahne ist in der Mitte gekielt, und nach rechts und links wölbt sich jede der beiden Fahnenhälften; also auch hier eine Festigung durch Gewölbekonstruktion.

Besondere mechanische Ausbildungen in den Kronblättern und Kelchblättern bei den Papilionaceen stellte Miechowski (1906) fest, dessen Untersuchungen hinsichtlich der Festigungseinrichtungen in der Blüte auch in bezug auf andere Familien beachtenswert sind.

Auch in den übrigen Blütenorganen, den Staubgefäßen und Griffeln, werden sich noch eine Reihe von Festigungseinrichtungen feststellen lassen, die mit Rücksicht auf die mechanische Beanspruchung

dieser Organe durch ihre Besucher von Bedeutung sind. Verholzte Epidermiszellen des Griffels stellte Leitmeier-Bennesch (1923, S. 353) bei *Nicotiana affinis* fest; ähnlich gebaut ist auch der Griffel bei *Nicotiana tabacum*. Das einem Griffel morphologisch gleichwertige obere Ende der weiblichen Blüten von *Calla aethiopica* zeigt eine verholzte Epidermis, und ebenso besitzt die darunterliegende Zellreihe verholzte Membranen. In den oberen Partien dieses Griffels findet sich auch ein verholztes, zentrales Gewebe, in dessen Mitte ein Kanal verläuft. In den tieferliegenden Teilen des Griffels geht dieses Gewebe in eine verholzte Zellreihe über. Auch über verholzte Griffelpartien bei den Papaveraceen macht Leitmeier-Bennesch einige Angaben. Ob und wieweit diese Verholzungen aber als Festigungseinrichtung zu bewerten ist, darüber äußert sich die Verfasserin nicht.

Die früher erwähnte Resupination der Blüten wurde öfters in Beziehung zur Fremdbestäubung gebracht. In der blütenbiologischen Literatur herrscht vielfach die Anschauung, daß erst durch die Resupination die Blüten in jene günstige Lage versetzt werden, in der sie den Bestäubern eine geeignete Anflugfläche darbieten. Goebel (1924, S. 295 ff.), der sich auch mit dieser Frage befaßt hat, kommt aber zu dem Ergebnis, daß kein einziger Fall sicher nachgewiesen ist, der die Resupination als notwendig für die Bestäubung erscheinen ließe. Resupinierte Blüten finden sich sehr häufig bei Orchideen, Acanthaceen, ferner auch bei Papilionaceen, Labiaten, Lobeliaceen; ganz vereinzelt kommen sie auch in anderen Familien vor.

Nach Goebel ist die Resupination der Blüten als eine Entfaltungsbewegung aufzufassen. Eine Untersuchung, die sich mit der Klärung in einem Einzelfall beschäftigt, bezieht sich auf die Resupination der Blüten von *Canavalia ensiformis* (Cammerloher 1925). Bei dieser kletternden Papilionacee stehen die Blüten in Trauben beisammen. Die Blütenstandachsen führen, sobald sie aus dem Laub der Pflanze hervorgewachsen sind, eine scharfe Krümmung nach unten aus, wobei der Drehungspunkt nicht unterhalb der untersten Blüten liegt, sondern im unteren Teil des blütentragenden Abschnittes (Fig. 25). Aber nicht nur die Infloreszenzachse, sondern auch die einzelnen Blütenstiele führen Bewegungen aus. Die Blütenstiele krümmen sich nach aufwärts und machen auch leichte Drehungen, so daß die einzelne Blüte derart gestellt wird, daß Schiffchen

und Flügel senkrecht stehen und die Fahne von ihnen im rechten Winkel absteht und horizontal liegt.

Durch Versuche wurde festgestellt, daß die Krümmung der Blütenstandachse ein Ergebnis der Schwerkraft ist. Die Stärke der Krümmung wird aber sicherlich auch durch die Intensität der Beleuchtung beeinflußt. Während Blütenstände, die der vollen Sonne ausgesetzt waren, die Krümmung sehr stark zeigten, wie dies auch auf der Abbildung zu sehen ist, waren solche, die während der Entwicklung dauernd beschattet wurden, nur leicht bogig gekrümmt.

Die Blütenstiele zeigen negativen Geotropismus. Und bei diesen tritt die Aufwärtskrümmung ganz unabhängig von der Beleuchtung ein. Sowohl in der Blütenstandachse wie in den Blütenstielen befindet sich rings um den Zentralzylinder ein ein- bis zweischichtiger Ring aus dünnwandigen Zellen, die Statolithenstärke enthalten.

Wie die angestellten Versuche ergeben haben, ist die Stellung der Blüten allein von der Krümmung der Blütenstiele abhängig. Auch an Infloreszenzen, die durch Festbinden verhindert wurden, sich abwärts zu krümmen, standen die Blüten in der oben beschriebenen Stellung. Die Krümmung in der Infloreszenzachse kann daher nicht als zweckmäßige Anpassung für den Blütenbesuch aufgefaßt werden. Wie weit dies von der Aufwärtskrümmung der Blütenstiele behauptet werden kann, darüber gibt eine Reihe weiterer Versuche Aufklärung. Bei normal stehenden Blüten läßt sich die *Xylocopa* auf die horizontal stehende Fahne nieder und drängt nun mit dem Kopf nach vorn gegen die beiden Höcker der Flügel, wobei der Hinterleib stark gekrümmt und gegen die Fahne gestemmt wird. Die näheren Einzelheiten des Bestäubungsvorganges können hier übergangen werden.

Bei Blüten, die zufällig oder absichtlich aus ihrer normalen Stellung gebracht wurden, läßt sich die *Xylocopa* ebenfalls auf der Fahne nieder, dreht und wendet sich dann so, daß sie das Schiffchen stirnwärts vor sich hat. Auch in den ganz außergewöhnlichen Fällen, wie sie durch Festbinden der Blüten erzielt wurden, und in denen die Blüten mit dem Schiffchen abwärts zeigten und die Fahne zwar horizontal aber verkehrt stand (mit der morphologischen Oberseite nach unten), wurden die Blüten ohne Zögern besucht; auch in diesen Fällen hält sich die Holzbiene in der gewöhnlichen Stellung an der Fahne fest, wodurch sie ganz verkehrt, mit dem Rücken nach unten,

die Bestäubung vollzog. Diese Versuche zeigen also, daß für den charakteristischen Bestäuber von *Canavalia ensiformis*, für *Xylocopa*, die Stellung der Blüte ganz belanglos ist. Dieses Verhalten der *Xylocopa* spricht daher gegen die Auffassung der Resupination als zweckdienliche Einrichtung für den Blütenbesuch.

5. Das Experiment

Den Aufschwung, den die blütenbiologische Forschung in den letzten Jahrzehnten genommen hat, verdankt sie zum Großteil dem Umstand, daß von berufenen Forschern in die Methodik blütenbiologischer Forschung das Experiment eingeführt wurde. Durch exakt angestellte und durchgeführte Experimente hat es der Beobachter in der Hand, die Außenbedingungen willkürlich zu beeinflussen, Fehlerquellen auszuschalten und nur bestimmte Faktoren wirken zu lassen. Auf diesem Wege ist es gelungen, den Anteil von Farbe und Duft an der Fern- und Nahwirkung der Blumen festzustellen, den Wert der Saftmale und anderer Blütenzeichnungen zu prüfen, die Wirkung von Kontrastfarben zu ermitteln, die wechselnde Empfänglichkeit der Insekten für Farbe, Form und Duft festzustellen. Auf diese Weise wurden gewisse, bisher bloß theoretisch angenommene Wechselbeziehungen zwischen Insekten und Blumen durch das Experiment bestätigt, andere dagegen als irrig widerlegt.

Ich möchte an dieser Stelle Knoll, der heute wohl als der bedeutendste und genialste Experimentator auf dem Gebiete der Blütenbiologie bezeichnet werden muß, selbst sprechen lassen: „Um den Tierversuch in den Dienst der Blütenökologie stellen zu können, muß sich der Experimentator zuerst gründliche Kenntnisse über die allgemeinen Lebensgewohnheiten der zu prüfenden Tiere aneignen. Dies kann nur durch langandauernde, scharfe Beobachtung in der natürlichen Umwelt der Blüten und der dazugehörigen Tiere erzielt werden. Erst nach einer solchen Schulung soll man an die Ausführung von Versuchen schreiten. Zunächst wird man gut tun, die geplanten Versuche soweit wie möglich am natürlichen Standorte der studierten Blumen und der dazugehörigen Insekten anzustellen. Bestimmte Versuche, zu denen sich die ursprüngliche Umwelt nicht eignet, wird man an anderen, der Absicht besser entsprechenden Plätzen im Freien durchführen. Schließlich wird man für solche Versuche,

die unter ganz besonders eingeengten Bedingungen gemacht werden sollen, das Laboratorium und seine Behelfe heranziehen. Sinngemäße und mit aller notwendigen Kritik angestellte Laboratoriumsversuche gestatten uns oft, noch die letzten Feinheiten einer Erscheinung zu ermitteln, die in der allzu reich gegliederten natürlichen Umwelt sich der klaren Erfassung entzogen haben" (1922, S. [30]).

Eine der wichtigsten Fragen, die durch das Experiment für mehrere Insektengruppen befriedigend beantwortet werden konnten, war die, ob und wie die Insekten die Blütenfarben sehen und inwieweit letztere für die Fernanlockung in Betracht kommen. Diese Frage hat vor allem durch die Hess schen Untersuchungen, die ein Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten leugneten, besondere Bedeutung gewonnen. Die Wirkung der Farbe auf das Auge verschiedener Insektengruppen, wie sie experimentell festgestellt wurde, ist bereits der Inhalt eines früheren Kapitels gewesen. Hier sollen nur die Methoden geschildert werden, die bei den Untersuchungen angewendet wurden.

Eine bewährte Methode, die v. Frisch (1914) bei seinen Versuchen mit den Honigbienen einführte und die auch Knoll (1926), zum Teil in veränderter Form bei seinen Versuchen mit *Bombylius* und *Macroglossum* anwendete, ist die Grautafelmethode.

Auf der Grautafel, die bei den verschiedenen Versuchen in Verwendung kam, wurden 15 graue Papiere von verschiedener Helligkeit auf einer Unterlage aufgelegt. Die verschiedenen grauen Töne wählte v. Frisch aus einer käuflichen Serie grauer Papiere derart aus, daß sie möglichst gleichmäßig abgestuft von Weiß zu Schwarz führten. Die einzelnen Papiere hatten bei einigen Versuchen die Größe 10×15 cm, später 15×15 cm. Knoll verfertigte die Grauserie durch verschiedene Belichtung von photographischen Gaslichtpapieren. Auch seine Serie enthielt 15 verschiedene Helligkeiten, angefangen von reinem Weiß. Die Papiere wurden im Format 6×6 cm auf Kartontafeln aufgezogen. Die farbigen Papiere, mit denen die verschiedenen Versuche ausgeführt wurden, waren Hering sche Papiere. Die Farbenserie besteht aus 16 Nummern und wurde von Rietschel in Leipzig, Kreuzstr. 12, bezogen. Die jeweils verwendeten farbigen Papiere hatten dieselben Abmessungen wie die Graupapiere.

Zur Durchführung der Versuche werden die verschiedenen Graupapiere und ein oder mehrere farbige Papiere in beliebiger Reihenfolge auf einer Holzplatte im Quadrat angeordnet. Mit dieser Grautafel wurden von v. Frisch, Knoll und anderen zahllose Versuche zur Prüfung des Farbensinnes verschiedener Insekten angestellt.

Von den vielen diesbezüglichen Prüfungen soll hier nur eine von v. Frisch angestellte eingehender behandelt werden. Bei dem Versuch handelte es sich um die Feststellung, ob der Honigbiene ein Farbensinn zukommt oder ob sie die Farben wie ein völlig farben-

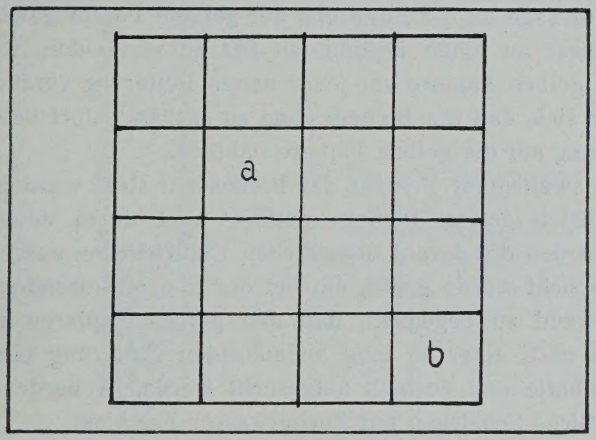


Fig. 53. „Grautafel"; *a* und *b* die beliebige Lage der beiden gelben Papiere. (Nach v. Frisch.)

blinder Mensch sieht, also nur Helligkeitsunterschiede wahrnimmt. Ist die Honigbiene farbenblind, so sieht sie z. B. ein Gelb genau so wie ein Grau von bestimmter Helligkeit. Auf sie wird also innerhalb der Grauserie ein bestimmtes Grau ebenso wirken wie das Gelb.

Beim Versuch wurde die Grautafel an einem von Regen und direkter Besonnung geschützten Platz im Freien ausgelegt und auf ihr die Graupapiere in beliebiger Reihenfolge angeordnet. Mitten unter die grauen Papiere wurden zwei gelbe Papiere (Nr. 4 der Heringschen Farbenserie) gelegt (Fig. 53). Auf sämtliche Papiere wurden Uhrschälchen gesetzt; die der beiden gelben Papiere wurden bei Beginn des Versuches mit Honig, später mit Zuckerwasser gefüllt, die Schälchen der grauen Papiere blieben leer. In die Nähe

der Grautafel wurden große, mit Honig bestrichene Papierbogen ausgebreitet, um erst einmal die Bienen anzulocken. Bald waren sie von den Bienen entdeckt, und es währte auch nicht lange, so waren die mit Honig gefüllten Uhrschälchen der gelben Papiere gefunden. Daraufhin wurden die großen Papierbogen entfernt. Der Anflug an die Uhrschälchen war in kurzer Zeit sehr groß. Um zu große Ansammlungen der Bienen zu vermeiden, wurden die Schälchen nicht sofort, nachdem sie ausgetrunken waren, wieder nachgefüllt, sondern jeweils in Zwischenräumen von je einer halben Stunde mit Zuckerwasser beschickt. Auf diese Weise wurden die Honigbienen durch zwei Tage an die Fütterung auf gelbem Papier gewöhnt. Um eine Dressur an einen bestimmten Ort zu vermeiden, wurde der Platz der gelben Papiere vor jeder neuen Fütterung verändert. Dabei zeigte sich, daß die Bienen, ohne zu suchen, sofort beim Anflug die Richtung auf die gelben Papiere nahmen.

Nach zweitägiger Dressur der Bienen auf Gelb wurden die bisher benutzten gelben Papiere entfernt und durch neue ersetzt; ebenso wurden die darauf befindlichen Uhrschälchen ausgewechselt. Diese Vorsicht wurde geübt, um bei der nun einsetzenden Prüfung dem Einwand zu begegnen, daß den gelben Papieren und Uhrschälchen nach einer so lang andauernden Fütterung ein Bienengeruch anhafte und deshalb aufgesucht werde. Außerdem wurden jetzt sämtliche Schälchen mit Zuckerwasser beschickt.

Die Fragestellung war nun folgende: Sind die Honigbienen vollständig farbenblind und sehen sie das vorgelegte Gelb nur in seinem Helligkeitswert, so ist anzunehmen, daß sie unter den grauen Papieren auch jene aufsuchen werden, denen ungefähr derselbe Helligkeitswert zukommt wie dem Gelb Nr. 4. Sehen die Bienen aber Farben, so ist zu erwarten, daß sie nur die gelben Papiere aufsuchen, ohne sich um die grauen zu kümmern, oder erstere zumindest wesentlich vor allen grauen Papieren bevorzugen. Die Prüfung lieferte auch tatsächlich dieses letztere Ergebnis.

Der Versuch wurde dann folgendermaßen abgeändert: Nach einer längeren Fütterung auf Gelb wurden wieder unbenutzte gelbe Papiere aufgelegt und sämtliche Uhrschälchen o h n e Zuckerwasser aufgesetzt. Der Anflug der Bienen war auch weiterhin sehr groß. Sie ließen sich auf den beiden gelben Papieren nieder und bildeten auf ihnen, neben und in den leeren Schälchen dichte Klumpen. Die

grauen Papiere blieben gänzlich unbeachtet. Dieser Versuch zeigt, daß die Bienen einerseits das Gelb als Farbe von den umgebenden grauen Papieren unterscheiden und ferner, daß die gelbe Farbe der Papiere und nicht etwa der Geruch des Zuckerwassers anlockend auf die Bienen wirkt.

Um dem Einwand zu begegnen, daß von den farbigen Papieren ein Geruch ausgehe, der die Bienen anlocke, wurde von v. Frisch der Versuch mit Grauröhrchen wiederholt. Die hierzu verwendeten Glasröhrchen, die in Fig. 54 in natürlicher Größe dar-

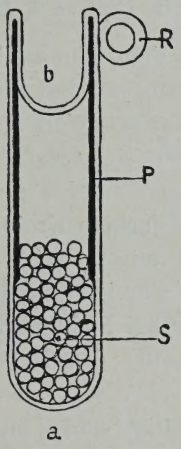


Fig. 54. Glasröhrchen im Längsschnitt. *P* das eingeschmolzene Papier, *R* Aufhängering, *S* Bleischrot, *b* napfförmige Vertiefung zur Aufnahme des Zuckerwassers. 9/1 (Nach v. Frisch.)

gestellt sind, waren 8 cm lang. In den einzelnen Röhrchen war je eines der verschiedenen Graupapiere und der farbigen Papiere eingeschmolzen. Die obere Höhlung b diente zur Aufnahme des Zuckerwassers. Die Röhrchen wurden bei den Versuchen an ein mit Pergamentpapier überzogenes, steil aufgestelltes Brett in Reihen aufgehängt. Die Versuche wurden in ähnlicher Weise wie mit der Grautafel durchgeführt und lieferten ein ebensolches Ergebnis.

Mit Hilfe dieser beiden Methoden wurden die Bienen auf die verschiedensten Farben hin untersucht. Das Hauptergebnis war, daß der Farbensinn der Honigbiene weitgehend mit dem Farbensinn eines rotgrünblinden Menschen übereinstimmt und daß die Fernanlockung durch die Farben und nicht durch den Duft erfolgt.

Hier sei auch einer Methode Erwähnung getan, die v. Frisch zur fortlaufenden Numerierung der Bienen ersann. Bei

vielen Versuchen wird es nämlich notwendig sein, ganz bestimmte Tiere in ihrer Tätigkeit zu verfolgen. Die Methode besteht nun darin, daß durch fünf verschiedene Farben (Weiß, Rot, Orange, Gelb, Grün) in entsprechender Kombination die Möglichkeit gegeben ist, eine Numerierung bis 599 vorzunehmen.

So bedeutet ein Farbfleck auf dem Vorderrand des Thorax:

Weiß = 1, Rot = 2, Orange = 3, Gelb = 4, Grün = 5;

auf dem Hinterrand des Thorax:

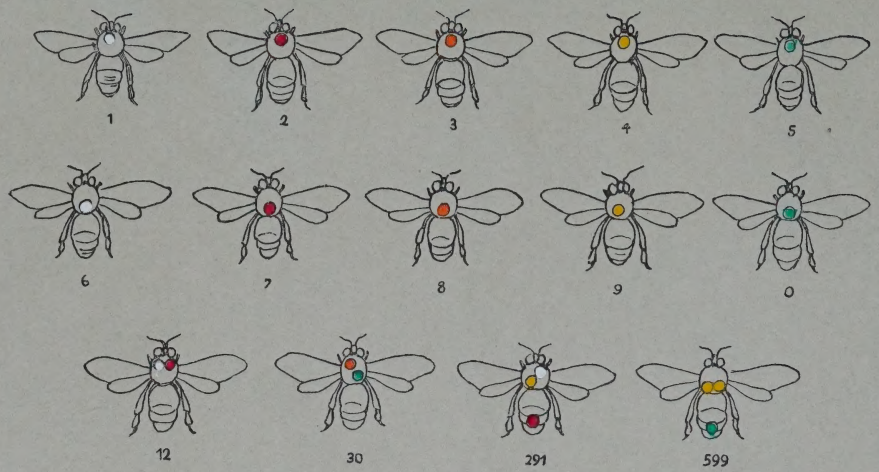
Weiß = 6, Rot = 7, Orange = 8, Gelb = 9, Grün = 0.

Zweistellige Zahlen lassen sich auf dem Thorax leicht schreiben. Um eine dreistellige Zahl zu schreiben, werden die Hunderter auf dem Abdomen angeschrieben, und zwar: Weiß = 100, Rot = 200, Orange = 300, Gelb = 400, Grün = 500 (siehe Taf. 1).

Zur Herstellung der Markierfarben werden gewönliche Malerfarben in Pulverform oder weiße und farbige Kreide zu Pulver zerrieben verwendet. Das Pulver wird mit farbloser Schellacklösung zu einem dickflüssigen Brei verrührt. Für jede der fünf Farben wird ein eigener feiner Pinsel benutzt, der bei Nichtgebrauch in ein Reagenzgläschen mit Alkohol eintaucht, um das Hartwerden zu verhindern.

Bienen, die beim Saugen beschäftigt sind, können leicht, ohne daß sie verscheucht werden, mit Farbtupfen versehen werden. Sonst können sie auch durch die Maschen einer Fangschere hindurch bezeichnet werden. Diese Art der Bezeichnung der Bienen ist sehr übersichtlich und kann bei einiger Übung auch leicht gelesen werden.

Mit der Grautafel arbeitete auch Knoll (1926) bei seinen Versuchen mit *Bombylius fuliginosus*. Da es sich aber bei *Bombylius* um ein im Freien einzeln lebendes Tier handelt, mußten die Experimente in mancher Hinsicht abgeändert werden. Eine Dressur auf eine bestimmte Farbe vor Beginn der eigentlichen Versuche und Prüfungen war nicht möglich, doch bestand durch den ausgiebigen Besuch des zur Zeit der Versuchsanstellung in Mengen blühenden *Muscari racemosum* eine natürliche Bindung an das Blauviolett dieser Blüten. Bei den Versuchen wurde die Grautafel, die außer den Graupapieren ein Blauviolettpapier enthielt, an Plätzen aufgestellt, wo reichlich *Muscari* vorhanden war. In unmittelbarer Nähe



Darstellung des Systems, nach dem sich die Bienen mit fünf Farben fortlaufend von 1 bis 599 numerieren lassen
(Nach v. Frisch)

wurden einzelne Traubenhyazinthen gestellt (Fig. 55 u. Taf. 2) und auch Zuleitungsalleen durch Aufstellung von Blütenständen von *Muscari* eingerichtet. Die Ergebnisse der außerordentlich zahlreichen und genauen Versuche ergaben, daß die Fernanlockung von *Bombylius* eine rein optische ist.

Da die Blüten von *Muscari racemosum* einen sehr starken Muskatgeruch besitzen, so war von vornherein die Annahme berechtigt,

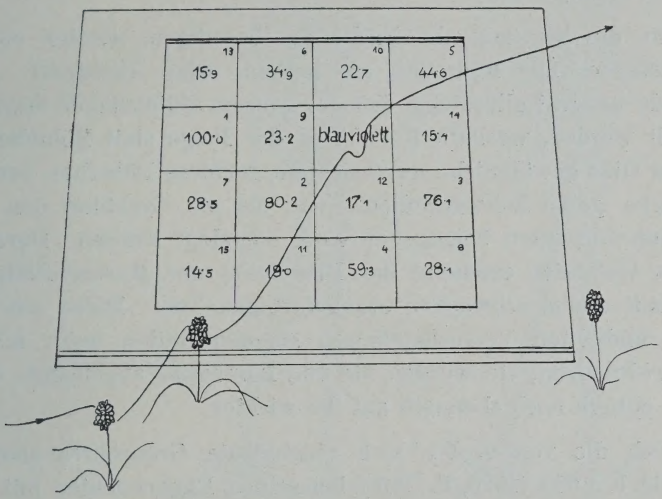


Fig. 55. Anflug des *Bombylius fuliginosus* auf das blauviolette Papier der Grautafelanordnung, nachdem er zuvor Blütenstände von *Muscari racemosum* besucht hatte. (Die Ziffern in der Mitte der Papiere bedeuten die Helligkeiten der grauen Papiere.) (Nach Knoll.)

daß die Fernanlockung von *Bombylius* eine chemische sei, d. h. durch den Duft erfolge. Knoll (1926, S. 55 ff.) führte daher eine Untersuchungsmethode ein, welche es ermöglichte, die Wirkung von Duft und Farbe der Blüten getrennt wirken zu lassen und diese Wirkung zu beobachten. Dies erzielte er durch Überstülpen der Blütenstände mit Glasröhrchen. Der geeignetste Typus waren dünnwandige, farblose Glasröhrchen von 40 mm Länge und 15 mm lichter Weite, die an einer Seite geschlossen waren (Fig. 56). Sie wurden über die Blütenstände gestülpt und von 15 cm langen, 2 mm dicken Eisendrähten getragen, die neben den Blütenständen in den Boden gesteckt wurden.

Bei diesen so hergerichteten Blütenständen konnte der Duft ungehindert nach unten abströmen, die Farbe war durch das Glas hindurch deutlich sichtbar. Wurden sie von *Bombylius* angeflogen, so kehrte er den Kopf stets den farbigen Teilen des Blütenstandes zu unter gleichzeitigem Vorstrecken des Rüssels. Niemals näherte er sich der unteren Öffnung des Glasröhrchens, aus der der Duft ausströmte. Im einzelnen wurden diese Versuche noch in verschiedenster Weise abgeändert.

Um die Wirkung der Farbe zu beseitigen, wurden einzelne Blütenstände mit Röhrchen aus gelbem Glas überdeckt. Diese Methode bewirkt allerdings, daß die ganzen Blütenstände stark verdunkelt werden, weshalb Knoll in der Folge statt Röhrchen aus gelbem Glas gewöhnliche durchsichtige, farblose Röhrchen benutzte, in welche gelbe Zelloidinfolien, wie sie als Gelbfilter den Agfa-Chromoisolarplatten beigegeben sind, eingelegt wurden. Durch ein solches Gelbfilter erscheint das Blauviolett der *Muscari*-Blüten als Grau mit einem schwachen orangefarbigen Ton. Diese mit Gelbfiltern umhüllten Versuchspflanzen standen mitten unter anderen *Muscari*-Pflanzen; sie wurden nie von *Bombylius* angeflogen, da sie weder optisch noch chemisch auf ihn wirkten.

Auch die von v. Frisch eingeführte Grauröhrchenmethode wendete Knoll (1926, S. 79 ff.) bei seinen Experimenten mit *Bombylius* in etwas abgeänderter Weise an. In farblose, einseitig geschlossene Glasröhrchen von 90 mm Länge und 15 mm lichter Weite wurden Röllchen der 15 photographisch erzeugten Graupapiere und des blauvioletten Papieres eingeschoben. Auf dem Versuchsplatz wurden die Röhrchen zwischen blühenden *Muscari*-Pflanzen in einer Reihe aufgestellt. Mit dieser Methode wurden beispielsweise in einer Zeit von 1½ Stunden 11 Anflüge auf das Röhrchen mit dem blauvioletten Papier, dagegen kein einziger auf die Grauserie verzeichnet.

Aus den zahlreichen Versuchen und Experimenten, die Knoll bei seinen Studien über den Lichtsinn und den Blütenbesuch des Falters von *Macroglossum stellatarum* angestellt hat, soll hier ein einzelnes Beispiel ausgewählt und besprochen werden. Es zeigt trefflich, welche Fragestellung sich durch die Beobachtung eines Tieres in seiner natürlichen Umwelt ergibt, welche Wege zur Beantwortung

der Frage zu betreten sind und vor allem, wie ein darauf abzielendes Experiment angestellt werden soll.

Knoll beobachtete, daß bei einer raschen Verdunkelung der Augen des Taubenschwanzes, dieser in eine Art Starrezustand, Schlaf, verfällt. Das Tier klappt dabei die Flügel zurück, legt sie an den

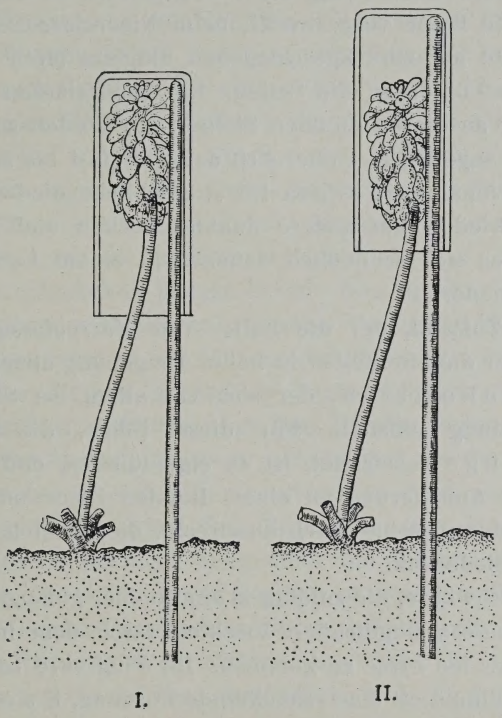


Fig. 56. Die Glasröhrchenmethode bei Blütenständen von *Muscari racemosum*. $^2/_3$ der natürlichen Größe. (Nach Knoll.)

Leib an, die vorgestreckten Fühler werden an die Flanke des Thorax zurückgelegt, und mit den Krallen der Beine hält es sich fest an der Unterlage an. Wird der Falter sofort nach dem Niedersetzen durch starke Beleuchtung getroffen, so beginnt er wieder zu fliegen. Dauert aber der Schlaf bereits längere Zeit an, so bedarf es einer entsprechend längeren Belichtung, um ihn zum Fliegen zu veranlassen. Solche plötzliche Verdunkelungen der Augen kommen in der freien Natur nicht vor. Hier tritt ein allmähliches Dunkelwerden am

Abend ein, wodurch das Tier langsam in den Schlafzustand versetzt wird. Jedoch auch bei Tage setzt sich der Taubenschwanz öfters und für längere Zeit an einem Gegenstand zur Ruhe, und zwar geschieht dies immer an Stellen, die uns als dunkle Flecken erscheinen, bald sind es Schattenflecken an hellen Gegenständen, bald Vertiefungen, die dunkel erscheinen. Fliegt das Tier gegen solche dunkle Flecken, so werden die Beine vorgestreckt; beim Niederlassen läuft es noch einige Schritte mit zurückgeschlagenen Flügeln, bleibt dann stehen und legt die Fühler an die Seiten. Ein Niederlassen erfolgt nicht immer sofort an diesen dunklen Stellen; oft werden solche dunklen Flecken nur angeflogen, wobei sich das Tier fast bis zur Berührung nähert, manchmal setzt es sich für Augenblicke nieder, erhebt sich dann aber wieder, um andere dunkle Flecken und Löcher anzufliegen, bis es sich schließlich dauernd in einem Loch oder einer Vertiefung niederläßt.

Diesen Zustand, der die Falter von *Macroglossum* veranlaßt, immer wieder dunkle Stellen in heller Umgebung anzufliegen, nennt Knoll Dunkeltrieb, der sich vor allem bei Sättigung oder Muskelermüdung einstellt. Für diese Flüge, die Knoll als Dunkelflüge bezeichnet, ist es eigentümlich, daß der Taubenschwanz bei Annäherung an einen dunklen Fleck unmittelbar vor ihm die vorderen Beine rasch ausstreckt, diesen bloß berührt oder sich darauf niederläßt.

Taubenschwänze, die zufällig in ein Zimmer gelangt sind, streben nicht wie andere flugtüchtige Insekten rasch dem hellen Fenster zu, um wieder ins Freie zu kommen. Ihr Flug wird bald stiller und ruhiger und nimmt oft eine schaukelnde Form an. Knoll führt diese Veränderung des Fluges in erster Linie auf die im Vergleich zur Außenwelt herabgesetzte Durchschnittshelligkeit im Zimmer zurück. In ruhigem Flug nähert sich der Falter verschiedenen Gegenständen im Raum. Diese Rundflüge im Zimmer dauern oft eine Stunde und mehr. Ermüdet der Schmetterling endlich, so setzt er sich auf einem geeigneten Platz zur Ruhe und verfällt bald in den oben beschriebenen Schlafzustand.

Die Gegenstände, denen sich der Taubenschwanz bei seinen Rundflügen in einem geschlossenen Raum nähert, sind kleinere Objekte, die dunkler als ihre Umgebung erscheinen, also dunkle Beschläge, Knöpfe an Laden, kleinere Löcher und Vertiefungen. Aber

auch weiße Gegenstände werden angeflogen, wenn sich auf ihnen dunkle Flecken (Malereien an Wänden), Schatten oder Vertiefungen usw. befinden. Bei der Annäherung nimmt der Falter jene Stellung mit vorgestreckten Beinen ein, wie sie früher als für die Dunkelflüge eigentümlich bezeichnet wurde.

Diese nur kurz geschilderten Beobachtungen der Gewohnheiten des Taubenschwanzes veranlaßten K n o l l zu seinen Experimenten, die auf die Beantwortung der Frage abzielten, ob es sich beim Taubenschwanz tatsächlich um einen Trieb handelt, der die Wahrnehmung dunkler Stellen in hellerer Umgebung zur Grundlage hat.

Die Versuche wurden in einem leeren Zimmer ausgeführt, an dessen Wänden rings um den ganzen Raum in einer Entfernung von 1 m von der Zimmerdecke eine Reihe von schwarzen, rauhen Papierscheibchen von 4 cm im Durchmesser angeklebt war. Der Abstand der einzelnen Scheibchen betrug 30 cm. Das Fenster war mit lose hängenden Organtin überdeckt, um eine Verletzung des Versuchstieres durch Anfliegen an das Glas zu verhüten.

Ein in das Zimmer gebrachter Taubenschwanz beginnt bald, nachdem er erst eine Zeitlang bei dem Fenster herumgeflogen ist, sich den schwarzen Scheibchen zu nähern und sie der Reihe nach anzufliegen, wobei er sich mit vorgestreckten Vorderbeinen oft bis zur Berührung nähert. Diese Rundflüge durch das Zimmer werden so lange fortgesetzt, bis das Tier ermüdet und sich auf einem Scheibchen zur Ruhe niederläßt und in den Starrezustand verfällt.

Mit Hilfe solcher Scheibchen ist es möglich, das Versuchstier in bestimmter Richtung an den Wänden zu leiten. Um den Weg quer durch den Raum abzukürzen, verwendete K n o l l auch auf einer Schnur aufgereihte, schwarze Kugeln von 3 cm im Durchmesser. Die Kugeln waren in Abständen von 30 cm angebracht.

Ein Vorversuch mit ebenen schwarzen Objekten (Schildchen, Quadrat, Kreuz, Kreis, Dreieck) zeigte, daß diese Objekte in gleicher Weise als Wegmarken tauglich sind. Sie wirken auch, wenn sie mit einer Glasplatte bedeckt sind, woraus auch hervorgeht, daß nicht etwa ein von dem schwarzen Papier ausgehender Duft anlockend auf den Taubenschwanz wirkt.

Daß der Taubenschwanz bei seinen Dunkelflügen nicht einfach die lichtärmsten Stellen des Raumes aufsucht, konnte K n o l l damit erweisen, daß, wenn innerhalb der Wegmarken dem Tier ein großes,

schwarzes Quadrat mit 1 m Seitenlänge dargeboten wird, es sich nicht gegen die Mitte dieses Quadrates hinbegibt, sondern gegen den Rand fliegt, wo sich der größte Helligkeitsunterschied zwischen dem schwarzen Quadrat und der weißen Wand befindet.

Ein weiterer Versuch beschäftigte sich damit, zu untersuchen, ob die Größe der Kreisscheiben von Bedeutung ist. Eine Reihe von Papierscheibchen, welche die Durchmesser (in mm) 90, 64, 45, 32, 22, 15, 10, 7, 5, 3, 2, 1,4 besaßen, wurde dem Versuchstier dargeboten. Die größte Zahl der Anflüge erhielt das Scheibchen mit 22 mm Durchmesser und nächst diesem die mit 32 und 15 mm.

Zur Feststellung, wie gleichgroße und gleichgestaltete Objekte von verschiedener Helligkeit auf die Falter wirken, wurden den Tieren graue Papiere im Format 63 × 24 mm vorgelegt, welche die Helligkeiten 77, 35, 20 und 14 hatten (die Helligkeit von Weiß mit 100 angenommen). Die Rechtecke wurden in der Reihenfolge 77, 20, 14, 35 nebeneinander gelegt und mit einer Glasplatte bedeckt. Um den Fehler einer ungleichen Beleuchtung der Papiere auszuschalten, wurden die Papiere später um 180° gedreht und der Versuch wiederholt. Die meisten Anflüge erhielt das Papier mit der Helligkeit 14, also das dunkelste.

Aus allen von Knoll in dieser Richtung gestellten, hier nur zum Teil wiedergegebenen Versuchen ergibt sich, daß der Taubenschwanz sich auf seinen Dunkelflügen bei gleichbleibender Helligkeit der Unterlage jenen Stellen zuwendet, die ihm am dunkelsten erscheinen. Die Größe der dunklen Stellen ist dabei von Bedeutung.

Werden dem Taubenschwanz helle ebene Objekte auf dunklem Grunde dargeboten, z. B. weiße Kreise von 3 bis 4 cm Durchmesser auf mattschwarzer Unterlage, so werden nie Anflüge auf die weißen Scheiben, wohl aber solche auf die schwarze Unterlage zu beobachten sein.

Einige Worte wären noch über die Versuchstiere, die Knoll bei den erwähnten Experimenten verwendete, zu sagen, da ihre Auswahl und Behandlung die durchdachte und auf Beobachtung der Tiere im Freien begründete Methodik zeigt und als Musterbeispiel der Vorbereitung eines Tierexperimentes in der Blütenbiologie gelten kann.

Die Beschäftigung mit den Herbstfaltern von *Macroglossum stellatarum* und die Beobachtung ihres Verhaltens bei den Flügen im

Zimmer hat gezeigt, daß man sie längere Zeit ohne Nahrung in Gefangenschaft halten kann. Die einzelnen Falter wurden, sobald sie sich an irgendeiner Stelle zur Ruhe gesetzt hatten, vorsichtig in kleine Schachteln gegeben. Am geeignetsten erwiesen sich hierfür Schachteln von der Art der gewöhnlichen Zündholzschachteln, also solchen, die aus einer Lade und einer darüber zu schiebenden

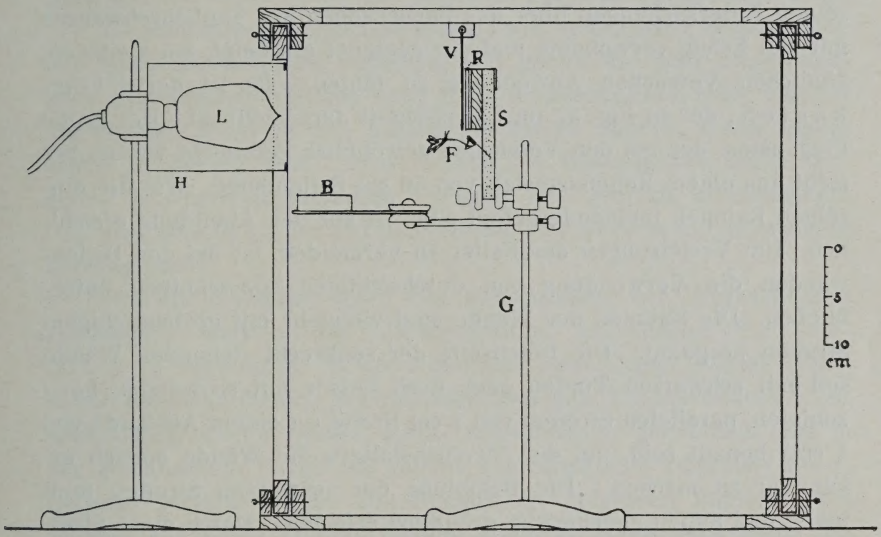


Fig. 57. Längsschnitt durch den Flugkasten. Versuchsanordnung bei Verwendung von künstlichem Licht. *G* Metallständer mit zwei Klemmen, *B* Behälter für das Versuchstier, *S* Stecktafel aus Torf, *R* Glasrahmen, mit einem Blechbügel die Stecktafel oben umfassend, *F* Futterblumen mit daraus saugendem *Macroglossum* Falter, *V* Schiebevorhang zur Verdeckung der Anordnung im Glasrahmen, *L* 50 kerzige Metallfadenlampe in ihrer Hülse *H*. (Nach Knoll.)

Hülse bestanden. Im Innern wurden die Schachteln mit dunklem, rauhen Papier überzogen. Die Lade wurde beim Fang behutsam über den sitzenden Schmetterling gestülpt und hierauf die Hülse langsam vom Kopfe her über die Lade geschoben. In den dunklen Schachteln verhielten sich die Falter gewöhnlich sehr ruhig. Eine Anzahl solcher mit Schmetterlingen versehener Schachteln wurde dann in einen größeren Blechbehälter gegeben, der lichtdicht abzuschließen war. Um der Luft in diesem Blechgefäß die notwendige

Feuchtigkeit zu geben, wurde noch ein offenes Glasgefäß hineingestellt, das feuchtes *Sphagnum* enthielt und das außerdem jeweils frisch befeuchtet wurde. Wurde dann das Blechgefäß an einem kühlen Orte aufbewahrt, so konnten die Schmetterlinge monatelang am Leben erhalten werden.

Ohne auf die einzelnen Versuche einzugehen, möge hier noch ein Apparat Erwähnung finden, den Knoll (1926, S. 241 ff.) bei seinen Untersuchungen über das Farbensehen des Taubenschwanzes mit viel Erfolg verwendete und der geeignet erscheint, bei weiteren, ähnlichen Versuchen Anwendung zu finden. Es ist der Flugkasten, der in Fig. 57 im Längsschnitt dargestellt ist. Der große Flugkasten, der bei den Versuchen gewöhnlich gebraucht wurde, besteht aus einem Rahmengestell von 50 cm Seitenlänge. Wie die einzelnen Rahmen ineinandergefügt sind, ist aus der Abbildung ersichtlich. Um Verletzungen der Falter zu vermeiden, ist bei den Seitenwänden die Verwendung von durchsichtigen Glasscheiben unterblieben. Die Rahmen der Wände sind vielmehr mit grobmaschigem Stramin bespannt. Die Innenseite der senkrecht stehenden Wände soll mit schwarzen Tupfen oder noch besser mit schwarzen, horizontalen, parallelen Streifen von 1 cm Breite (in einem Abstande von 1 cm) bemalt sein, um den Versuchsfaltern die Wände optisch erkennbar zu machen. Die Bemalung der schwarzen Streifen muß innen und außen gleichmäßig gründlich erfolgen. Durch diese Streifen hindurch läßt sich das Benehmen der Schmetterlinge vollkommen genügend verfolgen. Sollen besonders genaue Beobachtungen gemacht werden, so können an einzelnen Stellen kleinere Teile der Wand mit Glasfenstern versehen werden. Anderseits können jene Teile der Seitenwände, durch die eine Beobachtung nicht in Betracht kommt, an der Innenseite mit engbedrucktem Zeitungspapier beklebt werden. Der Deckel des ganzen Kastens ist innen mit schwarzgemustertem Papier überzogen.

An einer Seite des Flugkastens ist, wenn mit künstlichem Licht gearbeitet wird, auf einem Stativ eine 50kerzige Metallfadenlampe angebracht. Die Birne befindet sich in einer zylindrischen Hülse, die unmittelbar an die Straminwand angeschoben ist. Im Innern des Kastens befindet sich auf einem Stativ eine vertikalstehende, mit grauem Papier überzogene Stecktafel aus Torf. Ihre obere Hälfte ist mit einer Glasplatte überdeckt, unter der verschiedene Farben-

scheibchen angebracht sind. Die Glastafel mit der darunter befindlichen Versuchsanordnung kann durch einen von außen mit Schnüren ziehbaren Schiebevorhang, ohne das Versuchstier zu stören, verdeckt oder aufgedeckt werden. Die untere Hälfte der Stecktafel dient zur Aufnahme der später noch zu erwähnenden künstlichen Futterblumen. Außerdem befindet sich auf dem Stativ ein horizontaler Arm, der auf einer Platte die Schachtel mit dem Versuchstier trägt.

Bei zahlreichen Versuchen waren zwei benachbarte Seitenwände mit Spiegelglasscheiben versehen, von denen die dem Experimentator zugewendete Scheibe nach links herauszuziehen war, um mit der rechten Hand in den Kasten greifen zu können, wenn irgend etwas zu ordnen war. Dabei waren die Glasscheiben außen mit einem schwarzweißgestreiften Vorhang aus grobem, gewaschenem Organtin überdeckt, der auf dem Deckel des Kastens mit Reisnägeln befestigt war.

Für die Versuche über das Farbensehen von *Macroglossum stellatarum* wurden die obengenannten, künstlichen Futterblumen verwendet. Knoll benutzte zwei Typen solcher künstlicher Blumen, nämlich Schiffchenblumen und Trichterblumen. Zur Anfertigung wurde weißes, festes Schreibpapier genommen, das in der gewünschten Farbe mit reinen Teerfarbstoffen (Grübler & Co., Leipzig) gefärbt wurde. Die Ränder der gefalteten Papierblumen wurden mit einem Tropfen Gummi arabicum zusammengeklebt. Da diese Blumen auch zur Aufnahme von Zuckerwasser geeignet sein mußten, wurden sie nach Fertigstellung noch mit reinem, weißem Bienenwachs durchtränkt. Sie fanden bei den verschiedensten Versuchen Verwendung und wurden im oben beschriebenen Flugkasten an der Stecktafel mit Insektennadeln festgesteckt.

Eine sehr sinnreiche Art, Besuche des Taubenschwanzes an mit Glas bedeckten Farbenscheibchen oder ebenen Papierblumen festzustellen und dauernd festzuhalten, ist die von Knoll (1926, S. 217 ff.) ersonnene Rüsselspurenmethode. Mit dieser Methode zeichnet der Falter selbst seine Besuche auf, und sie liefert einerseits vollkommen untrügliche Belege für bestimmte Versuche, die auch zur Demonstration im größeren Kreise geeignet sind, anderseits werden die einzelnen Besuche des Falters auch dann registriert, wenn die unmittelbare Beobachtung durch den Experimentator unmöglich war oder versäumt wurde.

Werden dem Falter neben den mit einer Glasplatte bedeckten Objekten auch mit Zuckerwasser gefüllte Futterblumen dargeboten, so bemerkt man auf der Glasplatte nach den Besuchen durch den Schmetterling feine Punkte und Striche, die von der Berührung mit der noch feuchten Rüsselspitze herrühren. Knoll vergleicht diese Rüsselspuren mit menschlichen Fingerabdrücken, die, kaum sichtbar, durch Behandlung mit gewissen Pulvern sichtbar gemacht

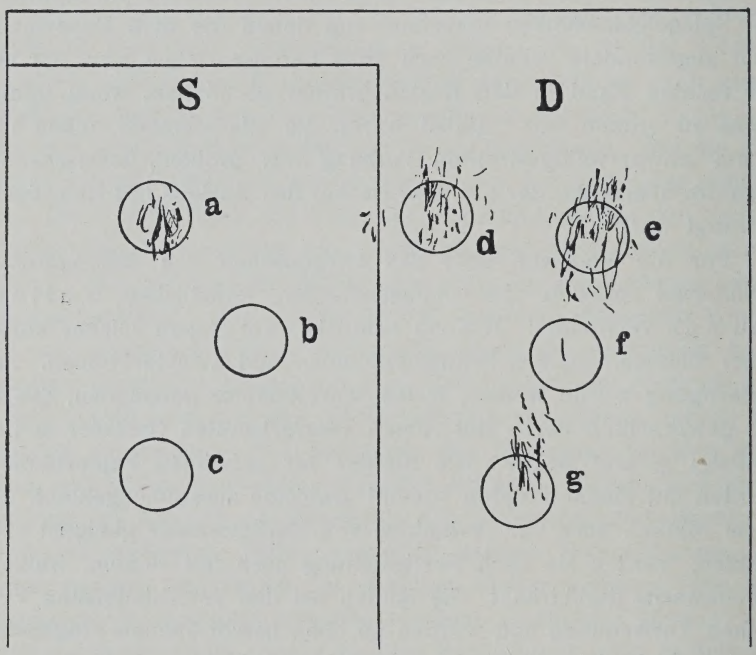


Fig. 58. Rüsselspuren von *Deilephila livornica* über weißen Papierscheibchen (*a*—*g*). Anordnung zwischen aufrechten Glasplatten. Die Scheibchen *a*—*c* auf mattschwarzem Papier (*S*), die Scheibchen *d*—*g* ohne Unterlage zwischen den beiden Glastafeln (*D*). (Nach Knoll.)

werden können. Bestreut man nun eine solche Glasplatte, auf der sich diese Rüsselspuren befinden, mit feinem, trockenen Mennigepulver, so können diese Spuren deutlich sichtbar gemacht werden. Durch leichtes, seitliches Beklopfen und Schwenken der Glasplatte wird das Pulver über die Zuckerwasserspuren verteilt und dann der Überschuß an Pulver durch Aufklopfen der Glasplatte entfernt.

Hierauf wird die Glasplatte über einem Brenner langsam erwärmt, bis das Zuckerwasser vollkommen trocken geworden ist und das Mennigepulver sich mit ihm fest verbunden hat. Die letzten Spuren von überschüssigem Pulver werden mit einem weichen Haarpinsel entfernt. Solche Rüsselspurpräparate sind von unbegrenzter Haltbarkeit und zeigen die Rüsselspuren als orangerote Striche und Punkte. Wird eine derartige Glasplatte auf die entsprechenden Objekte wieder aufgelegt, so sind die Stellen der Berührung eindeutig wieder zu erkennen (Fig. 58 und 59).

Die Rüsselspurenmethode wurde von Knoll sehr ausgiebig bei allen seinen Versuchen mit Schmetterlingen verwendet. Vor allem

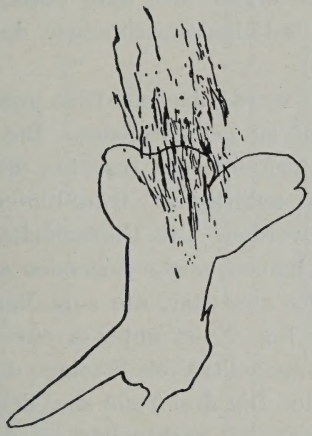


Fig. 59. Rüsselspuren auf der Glastafel über einer (etwas flachgedrückten) Blüte von *Linaria vulgaris* 2/1. (Nach Knoll.)

bei Versuchen mit Abendschwärmern, bei denen eine direkte Beobachtung wegen der geringen Beleuchtung schwierig oder unmöglich war, hat sich diese Methode als ein sehr wertvolles Hilfsmittel erwiesen.

Besonders schön und lehrreich sind jene Experimente, die Knoll (1926, S. 439 ff.) mit den von ihm erdachten Glasmodellen des *Arum*-Blütenstandes ausgeführt hat. Über die Art der Anlockung und des Fanges der Insekten durch *Arum nigrum* wurde schon Seite 80 bei den Gleitfallenblumen das Notwendige mitgeteilt. Knoll sagt sehr richtig: „Da wir an den Keulen einen starken Kotgeruch feststellen konnten und die Besucher fast ausschließlich Kotinsekten sind, so gehörte keine besondere Phantasie dazu, um auf den Gedanken zu kommen, daß dieser Duft den In-

sekten „angepaßt" ist, und daß er die Tiere aus der Ferne herbeilockt. Allein wir wissen, wie oft in der Biologie solche Analogieschlüsse, auch wenn sie noch so einleuchtend erscheinen, sich schließlich als unberechtigt erwiesen haben. Ich erachtete es deshalb als notwendig, die Frage des Zusammenhanges zwischen dem Duft und dem Herankommen der Insekten mit Hilfe von Experimenten einer unbedingt verläßlichen Antwort zuzuführen" (1926, S. 437).

Knoll stellte also Experimente an, um nachzuprüfen, ob der naheliegende Schluß, daß durch den Kotgeruch der *Arum*-Keule die Insekten angelockt werden, auch wirklich den Tatsachen entspricht. Bei Verwendung der Glasmodelle ergab sich aber auch noch die Möglichkeit, die Funktion der Gleitfalleneinrichtungen des Blütenstandes im Versuch nachzuprüfen.

Zur Anfertigung der Modelle wurde deshalb Glas gewählt, um eine möglichst große Reinlichkeit zu gewährleisten. Die Modelle hatten nicht nur die Aufgabe zu erfüllen, die Insekten anzulocken, sondern diese sollten, so wie in natürlichen *Arum*-Blütenständen, auch gefangen und festgehalten werden. Die Glasmodelle, die bei den Experimenten in Anwendung kamen, zeigen folgendes Aussehen: Sie bestehen aus drei Teilen, alle aus Glas, die zum Versuch zusammengesteckt werden. In der Fig. 60 ist unter A ein zum Versuch hergerichtetes Glasmodell dargestellt; B bis E zeigen das Modell im Längsschnitt und einzelne Teile. Die drei Teile sind der Oberteil (o), der in der Form einer *Arum*-Spatha nachgeahmt ist, der Unterteil (u), der den Kessel der *Arum*-Spatha darstellt, und die Säule (s), die dem Blütenkolben samt Keulenstiel entspricht. Die Säule und der Unterteil waren aus farblosem Glas gefertigt; als Oberteil wurden sowohl solche aus klarem, schwarzpurpurnen Glas verwendet sowie solche aus weißem Mattglas.

Auch die Gleitfalleneinrichtung, die an der lebenden Pflanze der Hauptsache nach aus den an bestimmten Teilen des Blütenstandes vorhandenen Öltröpfchen besteht, wurde bei den Blumenmodellen wirksam nachgeahmt. Knoll hat schon bei anderer Gelegenheit festgestellt, daß Glasflächen durch fein aufgetragenes Federweißpulver für Insekten ebenso ungangbar werden wie die verschiedenen pflanzlichen Gleitflächen durch das Vorhandensein eines feinkörnigen Wachsüberzuges oder von Öltröpfchen.

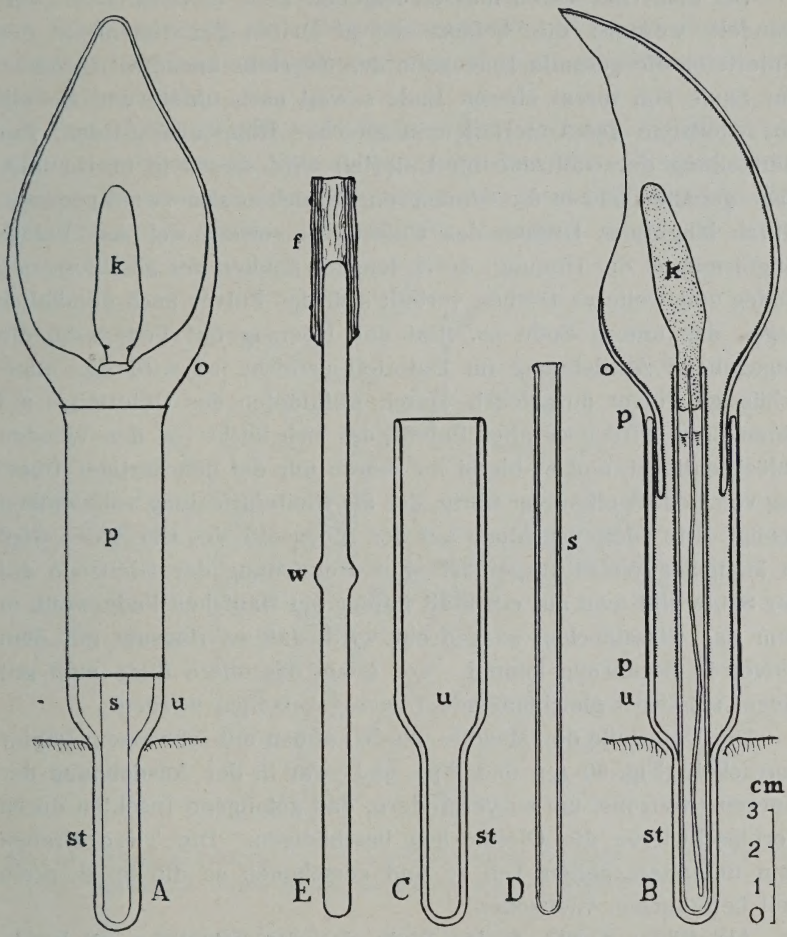


Fig. 60. *Arum*-Glasmodell und seine Bestandteile. *A* Glasmodell für den Versuch hergerichtet, mit natürlicher *Arum*-Keule. *B* Längsschnitt durch ein solches Modell. Der Federweißüberzug ist durch punktierte Linien angedeutet, *u* Unterteil, *o* Oberteil (Helm), *s* hohle, mit Wasser gefüllte Säule, welche den Stiel der Keule *k* und den daran befestigten Filterpapierdocht aufnimmt. Der Stiel *st* des Unterteiles wird in den Boden oder in einen Holzklotz gesteckt. *p* Hülse aus schwarzem, undurchsichtigem Papier. *C* Unterteil, *D* hohle Säule, *E* massive Säule mit Hinderniswulst (*w*) und einer aufgesteckten Filterpapierhülse (*f*), die mit faulem Blut getränkt wird. (Nach Knoll.)

Bei dem Glasmodell müssen folgende Teile in Gleitflächen verwandelt werden: die beiden oberen Drittel der Innenseite des Unterteils, die gesamte Innenseite des Oberteils und die Oberfläche der Säule von ihrem oberen Ende soweit nach unten, daß sie mit der Gleitzone des Unterteiles in gleicher Höhe abschneidet. Zur Herstellung der Gleitzone im Unterteil wird dieser in horizontaler Lage gehalten und in die Öffnung ein Häufchen Federweiß gegeben. Durch langsames Drehen des Unterteiles verteilt sich das Pulver ringförmig an der Öffnung; durch leichtes Senken des geschlossenen Endes und weiteres Drehen verteilt sich das Pulver auch allmählich gegen das untere Ende zu. Hat der Überzug mit Federweiß die angegebene Ausdehnung im Unterteil erreicht, so wird das überschüssige Pulver ausgeleert. Durch Aufklopfen des Unterteiles auf einen Tisch wird noch alles Pulver, das sich leicht von den Wänden ablöst, entfernt, und es bleibt im Innern nur ein hauchartiger Überzug von Federweißpulver übrig, der als Gleiteinrichtung vollkommen genügt. Die Gleiteinrichtung auf der Innenseite des Oberteiles wird in ähnlicher Weise ausgeführt. Zur Herstellung der Gleitzone auf der Säule gibt man auf ein Blatt Papier ein Häufchen Federweiß, in dem das Glasstäbchen so gedreht wird, daß es ringsum mit dem Pulver in Berührung kommt. Vor allem das obere Ende muß mit einem möglichst gleichmäßigen Überzug versehen werden.

Die Unterteile der Modelle werden außen mit schwarzem Papier umwickelt (Fig. 60 A p und B p), und zwar in der Ausdehnung der inneren Gleitzone, um zu verhindern, daß gefangene Insekten durch Herumschwirren die Gleitflächen beschädigen. Die Tiere streben dem untersten, hellen Teil zu und verschonen so die im dunkeln Teil befindlichen Gleitzonen.

Als Köder wurde faules Blut oder die natürliche, stinkende *Arum*-Keule verwendet. Bei Anwendung von faulem Blut wird dieses zu gleichen Teilen mit Glyzerin vermischt, um ein zu schnelles Eintrocknen zu verhindern. Mit diesem Gemisch wird ein Röllchen aus Filterpapier getränkt und am oberen Ende der Säule angebracht (Fig. 60 E f). Wird eine Keule von *Arum* als Köder verwendet, so wird diese mit einem kurzen Teil des Keulenstieles abgeschnitten. Der Stiel wird mit einer dünnen, scharfen Messerklinge der Länge nach gespalten und in diesen Spalt ein Filterpapierstreifen eingeklemmt. Nun wird dieser Streifen in die mit Wasser gefüllte Säule

(Fig. 60 B) gesteckt und der Keulenstiel fest in die obere Öffnung der Säule gedrückt. Der Filterpapierstreifen wirkt als Docht und versorgt die Keule mit dem nötigen Wasser, so daß sie längere Zeit frisch bleibt.

Sowohl die Modelle mit faulem Blut als auch die mit *Arum*-Keulen als Köder sind imstande, in gleicher Weise Insekten anzulocken und zu fangen wie die natürlichen *Arum*-Blütenstände. Die künstlichen Gleitflächen der Modelle bewirken sowie die Gleit-

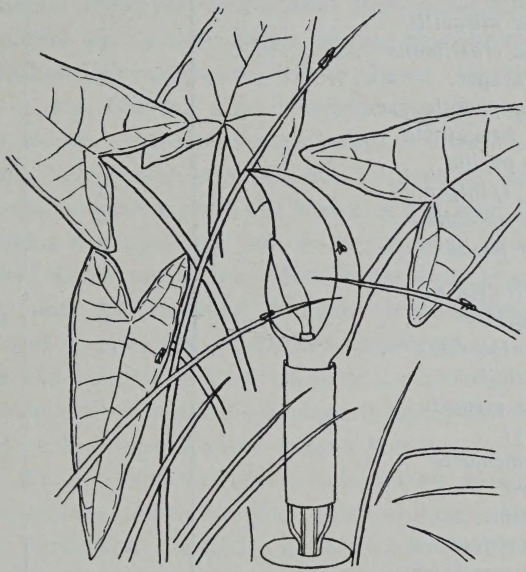


Fig. 61. Fliegenansammlung in der Nähe eines Glasmodells, welches eine natürliche *Arum*-Keule als Köder besitzt. (Nach Knoll.)

zonen der *Arum*-Blütenstände den Absturz der Insekten und verhindern auch das Entkommen der gefangenen Tiere.

Die Wirkung dieser Glasmodelle ist eine ganz überraschende (Fig. 61). Die folgende Liste zeigt zum Vergleich den Fang zweier mit *Arum nigrum*-Keulen versehener Glasmodelle und den von drei *Arum nigrum*-Blütenständen, die zur selben Zeit auf demselben Platz in der Nähe der Glasmodelle standen (siehe Übersicht auf S. 164).

Die beschriebenen Glasmodelle fanden bei den Versuchen über die optische und chemische Fernwirkung des *Arum*-Blütenstandes

	In den Glasmodellen	In den *Arum*-Blütenständen
DIPTERA:		
Ophyra leucostoma	1	—
Borborus equinus	6	5
Borborillus uncinatus	—	1
Olina geniculata	1	4
Scotophilella mirabilis	1	1
Scotophilella crassimana	1	1
Scotophilella spec.	1	—
Scotophilella puerula	—	1
Coprophila ferruginata	1	1
Coprophila pusilla	—	2
Halidayina spinipennis	3	6
Sphaerocera subsultans	6	21
Sphaerocera pusilla	4	11
COLEOPTERA:		
Oxytelus inustus	8	2
Oxytelus sculpturatus	17	3
Oxytelus pumilus	—	3
Platystethus arenarius	1	1
Atheta pertyi	1	—
Atheta atramentaria	—	1
Atheta parva	—	1
Atheta laevana	1	—
Aleochara intricata	9	—
Cercyon haemorrhoidalis	1	—
Cercyon pygmaeus	1	2
Aphodius immundus	—	1
Aphodius merdarius	2	3
Aphodius tristis	90	80
Aphodius quadrimaculatus	2	4
Aphodius quadriguttatus	—	1
Aphodius prodromus	1	—
Aphodius luridus	1	—
Onthophagus furcatus	2	1
Onthophagus lemur	1	—
Caccobius schreberi	1	1
HYMENOPTERA:		
Formica cinerea	3	—
Plagiolepis pygmaea	1	—

ausgiebigste Verwendung. Bei den Versuchen wurden jeweils Modelle mit Köder neben solchen ohne Köder aufgestellt.

Auch der Frage, ob die in den *Arum*-Blütenständen erzeugte Wärme wirklich, wie oft behauptet, die Insekten anlockt, die Blütenstände als Obdach zu benutzen, trat Knoll (1926, S. 469 ff.) mit seinen Glasmodellen näher. Die Modelle wurden in derselben Weise, wie früher beschrieben, hergerichtet. Am oberen Ende der Säule aber, wo sonst die *Arum*-Keule als Köder aufgesteckt war, wurde ein kleiner elektrisch betriebener Heizkörper aufgesetzt. Als Heizkörper diente ein zu einer engen Spirale gewickelter Heizdraht. Durch schwachen Wechselstrom wurde dieser Draht soweit erwärmt, daß in dem Oberteil eine Temperatursteigerung von 10 bis 20° C erzielt wurde. Auf dem Versuchsplatz, wo dieses Modell aufgestellt wurde, befand sich daneben ein vollkommen gleiches, aber ungeheiztes und außerdem auch ein Modell mit Köder. Der Versuch wurde mehrmals durchgeführt, und in der ganzen Zeit fingen sich nur in dem mit Köder versehenen Modell Insekten. Damit war auch die Ansicht, daß die Insekten in den *Arum*-Blütenständen ein schützendes und warmes Obdach suchen, widerlegt.

Auf eine experimentelle Untersuchung Knolls (1930) sei noch kurz hingewiesen, die sich auf die Festigkeit der Pollenverkittung bezieht. Mit einer für diese Zwecke eigens konstruierten Fallvorrichtung ist es möglich, unter vollkommen gleichen äußeren Verhältnissen genaue, vergleichende Untersuchungen über die Wirksamkeit der Verkittung des Pollens verschiedener Pflanzen anzustellen. Durch eine sinnreiche Vorrichtung fällt in bestimmten Zeitabschnitten Pollen durch ein Rohr auf eine Glasplatte, wobei auf die fallenden Pollenmassen nur die Schubkräfte des Luftwiderstandes in einem vollkommen windstillen Raum einwirken. Die ganze Fallvorrichtung gestattet einen genauen Vergleich dieser einwirkenden Kräfte auf verschiedene Pollenarten unter gleichen äußeren Bedingungen in gleichen zeitlichen und räumlichen Ausdehnungen. Da die erwähnte Untersuchung Knolls lediglich einen ersten Versuch darstellt, der vor allem dazu unternommen wurde, die erdachte Fallvorrichtung zu erproben, und da außerdem in der Arbeit neben den ersten Experimenten eine ausführliche Beschreibung des Apparates und seiner Handhabung gegeben ist, kann hier dieser Hinweis auf die neue Untersuchungsmethode genügen.

6. Insektenbiologie

Da es sich beim Studium der Blütenbiologie insektenblütiger Pflanzen, wie schon öfters betont, um die Erforschung der Wechselbeziehungen zwischen Insekt und Blume handelt, ist es nötig, daß der Untersucher außer entsprechenden Kenntnissen in den verschiedenen Zweigen der Botanik auch ein hinreichendes Wissen in der Zoologie, sowohl in der Systematik wie in der Physiologie, besitzt. Es ist daher auch verständlich, daß die Ergebnisse blütenbiologischer Forschung nicht allein botanischer Natur sind, sondern daß sie auch geeignet sind, Beiträge auf dem Gebiete der Insektenbiologie zu liefern.

Alle jene Arbeiten von Zoologen, wie z. B. von v. Frisch über den Farbensinn der Biene (1914), den Geruchsinn der Biene (1919) oder über die Sprache der Bienen (1923) oder die zahlreichen Arbeiten von Plateau über den Farben- und Geruchsinn verschiedener Insektengruppen sollen in diesem Abschnitt nicht weiter berührt werden. Es sind dies alles Arbeiten, die sich mit rein tierphysiologischen Fragen beschäftigen, die allerdings für die Blütenbiologie von großem Werte sind. Ebenso sollen hier Arbeiten, die sich mit dem Erkennen von Farbe und Duft der Blüten durch die Insekten beschäftigen und worüber schon in früheren Abschnitten gesprochen wurde, übergangen werden. Es wird hier vielmehr auf einige zoologische Erkenntnisse hingewiesen, die gleichsam als Nebenergebnisse bei blütenbiologischen Beobachtungen und Untersuchungen gewonnen wurden.

Geradezu mustergültig ist das umfassende und eingehende Studium, das Knoll (1926, S. 128 ff.) seinem Versuchsobjekt, dem Falter von *Macroglossum stellatarum* angedeihen ließ. In mühevollen Beobachtungen verfolgt er die Eiablage des Tieres und stellt dabei fest, daß der Schmetterling in ruhigem, langsamem Fluge sich den verschiedensten, niedrigen, grünen Pflanzen nähert, ohne aber an irgendeiner länger zu verweilen. Erst als der Falter ein kleines Sträuchlein von *Galium lucidum* fand, näherte er sich den Blättern mit vorgestreckten Beinen fast bis zur Berührung, verweilte kurze Zeit mit schwirrenden Flügeln und legte rasch auf die Blattunterseite ein einzelnes Ei. Nach vier Tagen kroch aus dem Ei die Raupe, die in etwa einem halben Monat ihre Entwicklung beendet hatte und sich verpuppte. Nach ungefähr 14 Tagen kroch der Falter aus der Puppe. In Süddalmatien, wo Knoll seine Beobachtungen anstellte,

findet im Frühjahr und im Herbst Eiablage statt. Von unbegatteten, in Gefangenschaft gehaltenen Weibchen abgelegte Eier vertrocknen, ohne daß eine Raupe auskriecht.

Knoll beschreibt auch genau den Flug des Falters. Der Flug ist ein Schwirrflug (72 Flügelschläge in der Sekunde); nur selten geht der Schmetterling in Gleitflug über. Bei eintretender Dunkelheit hören die Falter allmählich mit dem Fliegen auf. Über den Dunkelflug und den Schlaf wurden schon früher einige Angaben gemacht. Beim Honigsaugen an Blüten setzt sich der Falter nicht nieder; der Nektar wird vielmehr von dem frei vor den Blüten schwebenden Tier gesaugt.

Der Taubenschwanz vermag nur dünnflüssigen Nektar oder dünne Zuckerlösungen mit seinem Rüssel aufzusaugen. Sirupdicke Lösungen verursachen ihm schon Schwierigkeiten. Andere Schmetterlinge sind imstande, auch eingedickten Nektar aufzunehmen. Die Gammaeule (*Plusia gamma*) betastet mit dem von innen her befeuchteten Rüsselende die Blütenteile, bis sie die Gegenwart von Zucker schmeckt, worauf sie aus dem Rüssel größere Mengen von Flüssigkeit (Speichel) austreten läßt, womit der Zucker verdünnt wird.

Befindet sich der Taubenschwanz auf Nahrungsflügen, so wird der Rüssel bei Annäherung an eine Futterpflanze sofort entrollt. Dabei ist der Rüssel nicht gerade gestreckt, sondern er besitzt ungefähr in der Mitte, näher dem Kopfe, eine Knickung.

Knoll geht in seiner Schilderung der Lebensgewohnheiten des Taubenschwanzes auch auf das Benehmen der Schmetterlinge bei ihren Flügen im Freien und in menschlichen Wohnungen ein und führt seine Beobachtungen über den Winterschlaf und die Wiederaufnahme der Flugtätigkeit im Frühjahr an. Alle diese Beobachtungen zusammen mit den schon früher besprochenen Befunden über den Farben- und Geruchsinn geben ein abgerundetes, vom Standpunkt der wissenschaftlichen Zoologie wertvolles Bild der Biologie von *Macroglossum stellatarum;* sie bilden aber gleichzeitig die Voraussetzung für die Untersuchungen auf blütenbiologischem Gebiete.

Auch bei *Charaxes jasius*, einem Tagfalter des südlichen Europa, der zum Unterschied von *Macroglossum* seine Futterblumen mit Hilfe des Geruchsinnes auffindet, hat Knoll (1926) sowohl durch Beobachtungen im Freien als auch durch Versuche das Betragen des Falters beim Suchen und Finden der Futterobjekte genau

verfolgt. Daß der Geruchsinn bei den Schmetterlingen in den Fühlern sitzt, wird allgemein angenommen. Wurden dem Falter die bekannten Futterblumen aus wachsgetränktem Papier mit Zuckerwasser gefüllt vorgehalten, so trat keine Rüsselreaktion ein, und zwar auch dann nicht, wenn diese dem Tier unmittelbar genähert wurden und der trockene Teil der Futterblumen die Fühlerenden berührte. Wurden aber die Blumen mit duftendem Pflaumensaft versehen, trat rasch die Rüsselreaktion ein, d. h. der Rüssel wurde entrollt und suchend in die Futterblumen gesteckt. Dabei wurden dann plötzlich die Fühler gesenkt und mit den Keulen der Fühler die Innenseite der Blumen betastet; dann fand das Tier auch rasch mit dem Rüssel den Pflaumensaft.

Über Einzelheiten des Bestäubungsvorganges bei *Canavalia ensiformis* durch *Xylocopa latipes* wurde schon an anderen Stellen berichtet. Hier sei nur einiges über die Art des Pollensammelns durch *Xylocopa* nachgetragen. Die resupinierte Stellung der Blüten von *Canavalia* bringt es mit sich, daß der Pollen der besuchenden Holzbiene auf den Rücken geladen wird (siehe Fig. 25). Untersucht man aber die an *Canavalia* gefangenen Holzbienen näher, so wird man den Blütenstaub auch in der dichten Behaarung der Hinterbeine, die als Sammelapparat dient, finden. Es ergibt sich nun die Frage, wie der Pollen vom Rücken auf die Hinterbeine gelangt.

Beobachtet man ein und dasselbe Tier längere Zeit hindurch, so sieht man, daß es, nachdem es eine größere Anzahl von Blüten aufgesucht hat, vor dem Abfliegen die Flügel eng an den Hinterleib anlegt und nun die Mittelbeine nach aufwärts biegt, auf den Thoraxrücken legt und einige Male mit ihnen von hinten nach vorn darüberstreicht. Auf diese Weise wird die Oberseite des Thorax abgebürstet und der Pollen in den dichten Haarpelz der Mittelbeine übertragen. Unmittelbar nach dieser Prozedur gefangene Tiere sind an den Mittelbeinen ganz gelb von dem anhaftenden Pollen. Die weitere Übertragung von den Mittelbeinen auf die Hinterbeine geschieht nun folgendermaßen: Hat die *Xylocopa* den auf dem Thoraxrücken befindlichen Pollen in der eben beschriebenen Art auf die Mittelbeine befördert, so fliegt sie unmittelbar darauf von der Blüte ab. Im Fluge streckt sie nun die Mittelbeine nach hinten, die Hinterbeine etwas nach vorn und bürstet jedes Mittelbein mit dem Hinterbein derselben Körperseite einige Male derart ab, daß die beiden gestreckten Beine

aneinander vorbeigezogen werden, wodurch dann der Blütenstaub im Haarkleid der Hinterbeine haften bleibt. Nach den Untersuchungen von Gennerich (1922) über die biologische Bedeutung der Putzapparate der Hymenopteren ist es sehr wahrscheinlich, daß beim Putzen der Mittelbeine durch die Hinterbeine der sogenannte Putzsporn der letzteren eine Rolle spielt (Cammerloher 1925, S. 38).

Von Interesse sind auch die Beobachtungen, die sich auf Aasfliegen beziehen, welche die verschiedenen nach Aas oder Kot duftenden Blumen besuchen. Wie schon früher auseinandergesetzt wurde, ist es ja der Duft gewisser Blüten und Blütenstände, der die Fliegen anlockt. Nun ist es auffallend, daß fast allen hier in Betracht kommenden Blumen, wie Arten der Gattung *Aristolochia*, *Arum*, *Sauromatum*, *Amorphophallus*, *Stapelia*, *Rafflesia* u. a. ein Nektarium fehlt; nur bei einigen *Aristolochia*-Arten wurde in jüngster Zeit auch Honigabsonderung festgestellt, die aber blütenökologisch von geringer Bedeutung ist. Die angelockten Insekten sind durchwegs solche, die sonst auf Aas oder Kot angetroffen werden. Welche Bedeutung der Geruchsinn für die Aasfliegen hat, geht aus den Versuchen von Forel (1910) an *Sarcophaga*, *Calliphora* und *Lucilia* hervor. Der Geruch des Aases ist es in erster Linie, der die Fliegen dazu veranlaßt, ihre Eier abzulegen, und zwar auf dem Aas, das den aus den Eiern kriechenden Larven die Nahrung für ihre weitere Entwicklung gewährt. Der Fühler beraubte Versuchstiere hörten mit dem Eierlegen vollkommen auf oder legten ganz unregelmäßig bald hier bald da ein Ei ab. Selbst unmittelbar auf das Aas gesetzte Tiere schenkten diesem weiter keine Beachtung, sondern liefen planlos hin und her.

Die Eiablage wird aber in gleicher Weise auch durch den Duft der nach Aas stinkenden Blumen angeregt. So fand ich einige Fliegeneier in den Blüten von *Aristolochia grandiflora*. Am folgenden Tage waren aus den Eiern bereits Larven ausgekrochen, nach weiteren zwei Tagen aber waren sie tot. Noch eindrucksvoller ist folgende Beobachtung: Am 16. Oktober erhielt ich zwei Blüten einer anderen *Aristolochia*-Art, die im Buitenzorger botanischen Garten unter dem Namen *A. gigas* (Lindl.?) var. *Sturtevantii* gezogen wird. Diese Blüten gleichen in Farbe und Form denen von *A. grandiflora*, nur sind sie weitaus größer. Der Aasgestank ist geradezu betäubend; die erwähnten Blüten waren im weiblichen Stadium. Von der einen Blüte

wurde der Kessel und ein Teil der Reuse abgeschnitten und die Lippe mit dem restlichen Teil der Reuse auf ein Insektentötungsglas gesetzt, dessen Öffnung rings um den Reusenstumpf mit Watte abgedichtet wurde. Die durch die Reuse abstürzenden Tiere mußten also ins Giftglas gelangen und hier zugrunde gehen. Es bestand nicht viel Hoffnung, daß Fliegen in größerer Zahl kommen werden, denn ich hatte in meinem Arbeitszimmer trotz der beiden großen stets offenen Fenster noch nie eine Fliege gesehen. Allein schon nach wenigen Minuten waren einige *Lucilia*-Individuen da, die sich der Blüte allmählich näherten. Nach ungefähr einer Stunde waren bereits 45 Fliegen (durchwegs *Lucilia*) durch die Blüte gefangen worden und im Giftglas zugrunde gegangen. Die Blüte wurde dann vom Giftglas abgehoben und unter einen Glassturz gebracht. Am 17. Oktober wimmelte die Lippe der Blüte, die nicht mehr duftete, von Hunderten von Fliegenmaden, von denen bereits am 18. Oktober alle bis auf ein paar eingegangen waren. An den beiden folgenden Tagen lebten noch vier Maden, die alle auch an Größe zugenommen hatten, doch am 21. Oktober waren auch diese tot. Ihr Tod kann nur durch Mangel an zusagender Nahrung erklärt werden. Die Larven von *Lucilia* nähren sich von faulenden tierischen Stoffen. Die Fliegen wurden also durch den Aasgeruch der Blüte getäuscht und legten ihre Eier an einem für ihre Nachkommenschaft gänzlich ungeeigneten Ort ab, wodurch diese dem sicheren Untergang geweiht war.

Daß die Aasfliegen ihre Eier in den nach Aas duftenden Blumen ablegen, ist nichts Seltenes und wurde wiederholt in der Literatur angeführt (Ule 1898 S. 79 bei *Aristolochia macroura;* Winkler 1927 S. 63 bei *Rafflesia Patma;* Winkler gibt auch in dieser Arbeit eine Reihe älterer Angaben für verschiedene *Rafflesia*-Arten). In Fig. 21 sieht man in der Blüte von *Stapelia grandiflora* deutlich die weißen Eierhäufchen der blauen Schmeißfliege, *Calliphora erythrocephala.*

Am Schlusse dieses Abschnittes mögen noch einige Betrachtungen über den Honigdiebstahl Platz finden. Mit dem Worte „Honigdiebstahl" muß, streng genommen, jeder Nektarbezug durch blütenbesuchende Tiere bezeichnet werden, bei dem eine Bestäubung nicht zustande kommen kann. Er findet daher auch dann statt, wenn Insekten zwar auf normalem Wege zum Honig vordringen, aber dabei

infolge ihrer Größe oder ihres Körperbaues nicht mit den Geschlechtsorganen der Blüte in Berührung kommen; zweitens kommt es vor, daß die gewöhnlichen Bestäuber den Weg zum Honig in anderer Weise suchen, als es der Bau der Blüte verlangt, und aus diesem Grunde keine Bestäubung vermitteln, und schließlich erbeuten viele Besucher den Honig, indem sie die Blüten von außen

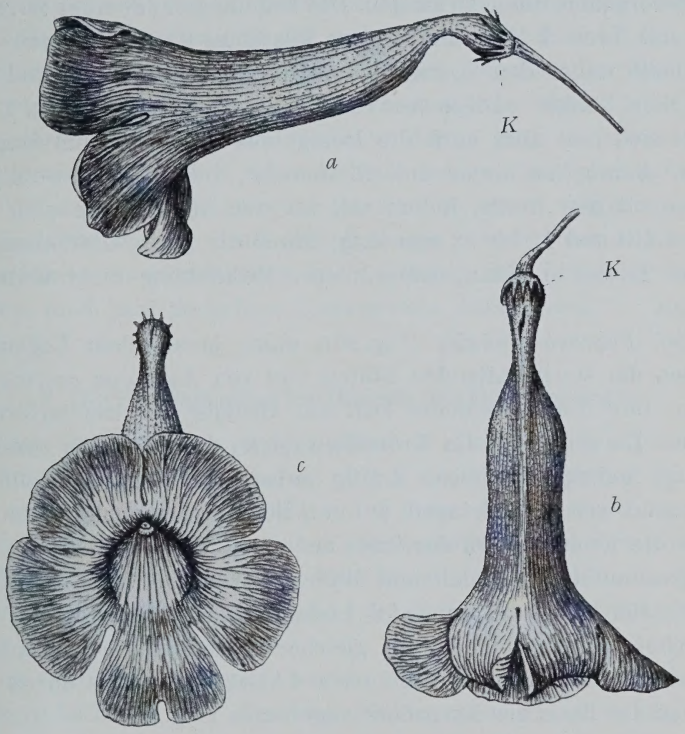


Fig. 62. *Thunbergia erecta*. *a* Blüte von der Seite, *b* Blüte von oben, *c* Blüte von vorne; bei *b* und *c* an der Basis der Kronröhre von *Xylocopa* gebissene Löcher. *K* Kelch, natürliche Größe.

in der Nähe des Nektariums anbeißen. Meist wird nur dieser letztere Fall als Honigdiebstahl bezeichnet. Diese Betrachtungen lassen sich aber auch weiter auf alle von der Blüte dargebotenen Futtermittel ausdehnen, wenn diese von besuchenden Insekten ausgebeutet werden, ohne daß dabei eine Bestäubung der Blüte erreicht wird. Es ist daher eine genaue Beobachtung der Tätigkeit der Insekten beim

Blütenbesuch nötig, um zu entscheiden, ob es sich lediglich um Besucher oder aber um Bestäuber handelt (siehe Einführung).

Eines der bekanntesten Beispiele ist der Honigdiebstahl bei *Corydalis cava*. Der den Honig bergende Sporn ist ungefähr 12 mm lang und enthält den Nektartropfen in seinem Ende. *Anthophora pilipes* mit ihrem 19 bis 21 mm langen Rüssel ist imstande, diesen tief geborgenen Honig zu saugen. Die Erdhummel *(Bombus terrestris)* aber mit ihrem 7 bis 9 mm langem Rüssel ist dazu nicht mehr fähig und beißt daher den Sporn an der Umbiegungsstelle an und saugt hier den Nektar. Diese von der Erdhummel gebissenen Löcher macht sich nun aber auch die Honigbiene (Rüssel 6 mm lang) zunutze. *Bombylius major* und *B. discolor*, zwei Wollschwebfliegen, saugen oft den Honig, indem sie, vor der Blüte schwebend, ihren Rüssel (10 und 11 bis 12 mm lang) durch die Röhre einführen, doch ist ihr Rüssel so dünn, daß sie eine Bestäubung nicht vermitteln können.

Bei *Fagraea litoralis* (Fig. 26), einer javanischen Loganiacee, werden die stark duftenden Blüten viel von *Xylocopa coerulea* besucht. Der Nektar befindet sich am Grunde der trichterförmigen Blüten. Da sich aber die Kronröhre gegen die Basis hin zusehends verengt, gelingt es dieser kräftig gebauten Holzbiene nicht, entsprechend weit vorzudringen, um den Nektar zu erreichen. Sie beißt daher die Kronröhre an der Basis an. Von 598 an drei Tagen wahllos gesammelten, abgefallenen Blüten waren nur drei nicht angebissen, 198 Blüten zeigten e i n Loch, alle anderen zwei und mehr Bißlöcher der Holzbienen. In gleicher Weise und aus demselben Grunde werden auch die Blüten von *Thunbergia erecta* durch *Xylocopa* an der Basis der Kronröhre angebissen (Fig. 62).

Die auf Seite 66 aufgezählten Besucher der Blüten von *Canavalia ensiformis* sind mit Ausnahme von *Xylocopa latipes* und *X. coerulea* durchwegs Nektar- oder Pollendiebe. Von diesen sei das Benehmen der *Anthophora zonata* noch näher beschrieben. Die Versuche einer *Anthophora*, zum Honig der *Canavalia*-Blüten zu gelangen, beobachtete ich einmal längere Zeit hindurch. Erst versuchte sie einige Male, ihren Rüssel normal von vorn zum Nektarium zu versenken. Allein die beiden vorstehenden Höcker der Flügel hinderten sie daran, bis an das Grübchen, das zwischen den beiden Höckern der Fahne liegt und wo sich der Eingang in die Tiefe der Blüte befindet,

zu gelangen. Um aber die Höcker der Flügel zurückzudrücken und dadurch den ganzen komplizierten Mechanismus der Blüte in Bewegung zu setzen, ist sie zu klein und auch zu schwach. Nach etlichen vergeblichen Versuchen flog sie auf und setzte sich an der Seite der Blüte wieder nieder, wo sie ihren Rüssel seitlich, ohne die Blüte dabei zu verletzen, zwischen Kelch und Blumenkrone einführte und so den Honig erbeutete. Unmittelbar darauf flog sie zu einer zweiten Blüte, bei der sie aber erst gar nicht versuchte, sie von vorne auf normalem Wege auszubeuten, sondern sich sofort an der Seite der Blüte niederließ und auf die eben beschriebene Weise den Honig stahl. Noch bei einer Reihe weiterer Blüten ging sie ebenso vor. Diese *Anthophora* hat in überraschend kurzer Zeit, nach wenigen mißglückten Versuchen gelernt, den für sie einzig möglichen Weg zum Nektar zu finden. Auch eine *Xylocopa coerulea*, der es an einer ganz jungen *Canavalia*-Blüte nicht gelang, die Flügel zurückzudrücken, fand bald denselben Ausweg wie *Anthophora*.

7. Die Photographie im Dienste der Blütenbiologie

Über den Wert der photographischen Aufnahme bei blütenbiologischen Untersuchungen äußert sich P o r s c h ausführlich in mehreren Arbeiten (1910b und 1922). Auf diese Ausführungen sei ausdrücklich verwiesen, da sie jedem, der selbständig auf dem Gebiete der Blütenbiologie zu arbeiten wünscht, wertvolle Richtlinien geben und als unerläßliche Einführung in die Methodik blütenbiologischer Arbeit dienen.

Die Photographie gibt sowohl eine sichere Wiedergabe der Größenverhältnisse der einzelnen Blütenorgane als auch eine unschätzbare Hilfe bei der objektiven Beobachtung, namentlich dann, wenn es sich um Aufnahmen von Bestäubern in der Blüte handelt. Es ist daher sowohl die photographische Aufnahme von Einzelblüten oder Blütenteilen im Atelier oder Laboratorium, wie auch die Aufnahme, die am natürlichen Standort angefertigt wird, von großem Nutzen.

Es seien hier nur einige Gesichtspunkte aufgezeigt, worauf im Einzelfall das Gewicht zu legen ist. Vor allem soll bei Aufnahmen von Blüten oder Blütenständen darauf geachtet werden, daß diese immer in ihrer natürlichen Lage dargestellt werden. So wird bei-

spielsweise die Blüte von *Adansonia digitata* meist aufrecht abgebildet, also mit den Blütenblättern unten und Staubgefäßen und Narben nach oben, während sie tatsächlich eine hängende Blüte ist (Fig. 63). Die falsche Darstellung dieser Blüte läßt keine Vermutung auf die Art der Bestäubung zu, während die richtige Abbildung in Verbindung mit den Angaben von Frau van Harreveld-Lako (1926), daß Kronblätter, Staubfäden und Griffel weiß, die Staubbeutel gelb sind, ferner daß es sich um einen Nachtblüher handelt und der Duft unangenehm nach Senföl riechend bis aasartig ist, es wahrscheinlich macht, daß die Bestäuber am Abend oder in den frühen Morgenstunden fliegende Schmetterlinge sind. Marloth (1925) gibt allerdings als Besucher Honigvögel an.

Bei dichogamen Blüten kann die Photographie eindeutig die Geschlechtsreife der Staubblätter und der Narbe zeigen und, wenn dann noch Lageveränderungen der Geschlechtsorgane in den verschiedenen Stadien hinzukommen, werden diese vollkommen objektiv zum Ausdruck gebracht. Tropfenausscheidungen der Narbe oder Nektaransammlung an bestimmten Stellen der Blüte, Ausscheidungen ätherischer Öle in Tropfen (*Boronia megastigma*), Harzausscheidungen (*Dalechampia bidentata*) und andere Einzelheiten können auf diese Weise festgehalten werden.

Schwieriger als diese eben erwähnten Aufnahmen sind jene, bei denen Bestäuber in ihrer Tätigkeit an der Blüte auf die Platte gebracht werden sollen. Während die oben besprochenen photographischen Darstellungen bei entsprechendem Talent auch durch Zeichnungen wiedergegeben werden können, wird der Blütenbesuch durch Tiere wohl nur durch die photographische Aufnahme vollkommen richtig dargestellt werden können. Welche Fehler hier durch die Handzeichnung gemacht werden, erläutert Porsch (1922 S. 444) an dem Beispiel der *Salvia*-Blüte, deren Bestäubung fast immer falsch dargestellt worden ist.

Welche Geduld und wieviel Zeit, verbunden mit körperlicher Anstrengung verwendet werden müssen, um einen bestimmten Bestäuber an einer Blüte zu photographieren, kann nur der ermessen, der selbst in oft stundenlangem Ausharren in praller Tropensonne den Versuch gemacht hat, eine solche Aufnahme durchzuführen. Vorerst wird es sich darum handeln, eine bestimmte Blüte mit möglichst nahe gestelltem Apparat scharf einzustellen. Dabei muß darauf geachtet

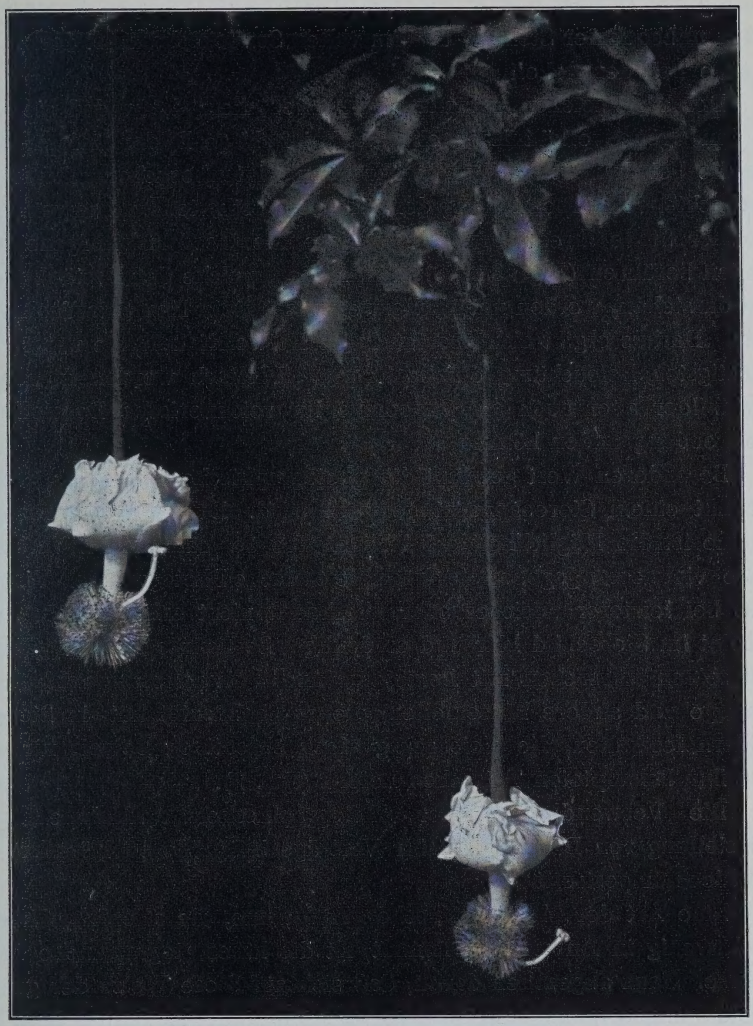


Fig. 63. Blüten von *Adansonia digitata*. (Nach van Harreveld-Lako.)

werden, daß die Beleuchtung günstig ist, und die Blüte auch in jener Stellung auf die Platte kommt, daß beim Besuch durch ein Insekt dieses entsprechend zur Geltung kommt und die ganze Aufnahme die im Einzelfall charakteristischen Beziehungen zwischen Blüte und Insekt erkennen läßt. Nach diesen Vorbereitungen wird man auf den

Anflug des Insekts warten müssen. Dieses aufmerksame Zuwarten, oft in unbequemer Stellung und im vollen Sonnenschein, ist der mühsamste Teil der Arbeit.

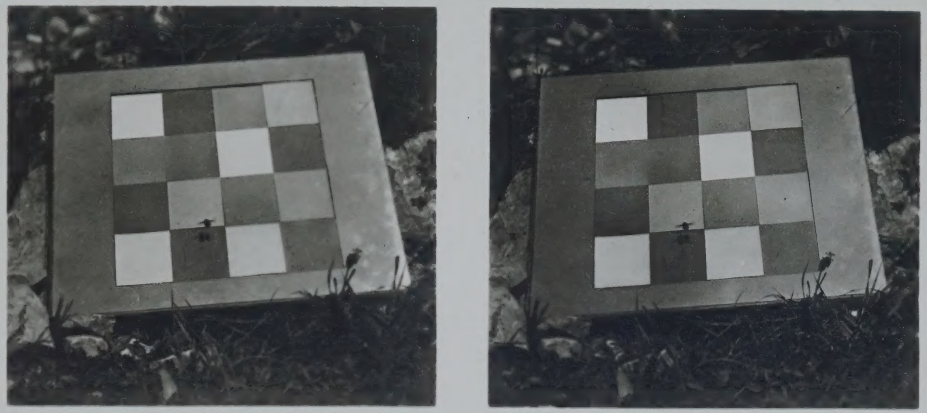
Der Wert solcher Aufnahmen liegt vor allem darin, daß sie uns in den Größenverhältnissen einwandfrei richtige Bilder liefern, daß sie die bei den oft nur kurz währenden Blütenbesuchen schwer zu beobachtende Körperstellung der Insekten festhalten und zeigen, mit welcher Stelle ihres Körpers die Tiere die Geschlechtsorgane der Blüten berühren (Fig. 23 u. 25). Aufnahmen, welche den Bestäubungsakt darstellen, werden natürlicherweise fast stets Momentaufnahmen sein. Daraus ergibt sich aber auch die Notwendigkeit, sie unter der günstigsten Beleuchtung durchzuführen. Vielfach werden derartige Lichtbilder aber auch als Grundlage für zeichnerische Darstellung Verwendung finden können.

Besonderen Wert gewinnt die photographische Aufnahme, wenn sie mit einem Stereoapparat gemacht wird. Durch die Stereoaufnahme ist die Möglichkeit der Wiedergabe der räumlichen Verhältnisse viel besser gegeben als durch die einfache Photographie. Vieles, was bei letzterer unsicher oder überhaupt nicht erkennbar ist, erscheint im Stereobild klar und eindeutig. So konnte K n o l l (1926) bei seinen Versuchen mit *Bombylius* und *Macroglossum* zahlreiche Anflüge und andere Einzelheiten, die er beobachtet hat, in Stereobildern festhalten, die gleichzeitig einen objektiven Beweis für die von ihm behaupteten Tatsachen liefern (Taf. 2).

Die Verwendbarkeit der photographischen Aufnahmen zur Herstellung von Diapositiven für Vorträge im größeren Hörerkreise sei hier nur gestreift.

Eine Art der photographischen Aufnahme, die allerdings heute noch wenig in Anwendung kommt, ist die kinematographische Aufnahme. Ganz abgesehen davon, daß sich auf diese Weise der ganze Bestäubungsvorgang vom Anfang bis zum Ende festhalten läßt, ist die kinematographische Aufnahme unter Umständen das einzige Mittel, verwickelte und rasch sich abspielende Blütenbesuche aufzuklären. Schon an anderer Stelle wurde erwähnt, daß die sonst bei ihren Blütenbesuchen so gelassen arbeitende *Xylocopa* beim Besuch von *Cassia* beinahe blitzartig von einer Blüte zur anderen fliegt und an jeder nur einen kurzen Augenblick verweilt. Die Bestäubung von *Cassia* ist daher zwar oft beobachtet worden, bis heute aber

Stereophotographische Aufnahme



Ein von dem *Muscari racemosum* in der rechten unteren Ecke der Grautafel kommender *Bombylius fuliginosus* befliegt das blauviolette Papier (3. Reihe, 2. Quadrat von links). Die Grautafel ist zur Ausschaltung einer allfälligen Duftwirkung der Versuchspapiere in ihrer ganzen Fläche mit einer Glastafel bedeckt. (Nach Knoll)

nicht geklärt. Alle bestehenden Deutungen hierüber und über die Polymorphie der Staubblätter der *Cassia*-Blüte beruhen nur auf Vermutungen. In das Arbeitsgebiet der Kinematographie fällt auch die Klärung des Bestäubungsvorganges bei Blüten mit Explosions- und Schleudereinrichtungen (*Mucuna*, *Catasetum*) oder bei Blüten mit Gleitfallen (*Aristolochia*, *Coryanthes*, *Stanhopea* u. a.).

Die größere Verwendbarkeit der kinematographischen Aufnahme scheitert an den Kosten, die sie mit sich bringt. Allein all denen, die die Möglichkeit haben, Reisen in die Tropen zu unternehmen, ist die Mitnahme eines Kinoapparates wärmstens zu empfehlen. Da bei solchen Reisen zeitraubende und wiederholte Beobachtungen desselben Objektes oft nicht möglich sind, bietet die Aufnahme auf laufendem Film eine weitgehende Hilfe, und auf manche Einzelheiten, die anfangs nicht beachtet wurden oder belanglos erschienen, kann später noch eingegangen werden, da sie durch die Aufnahme gerettet wurden.

8. Blütenbiologie und angewandte Botanik

Da bei den Kulturpflanzen die Gewinnung von Früchten und Samen in größerer Menge eine wichtige Rolle spielt, sind die Kenntnisse der Bestäubung und die Ergebnisse blütenbiologischer Untersuchungen von unmittelbarer praktischer Bedeutung.

Die ältesten blütenbiologischen Erkenntnisse von praktischem Nutzen beziehen sich auf die Bestäubung des Feigenbaumes und der Dattelpalme. Beim Feigenbaum ist es eine Gallwespe, *Blastophaga grossorum*, die den Blütenstaub aus den männlichen Blüten auf die weiblichen überträgt. Und um die Fruchtbarkeit der Feigenbäume zu erhöhen, wurden schon von alters her Insekten enthaltende männliche Blütenstände in die Zweige mit weiblichen Blütenständen gebunden. Diese Operation, die als Kaprifikation bezeichnet wird, wurde bereits im Altertum geübt, und Ravasini (1911) führt eine Stelle aus Herodot an, aus der diese Tatsache zu entnehmen ist. Ebenso haben Aristoteles, Theophrast und Plinius Kenntnis von der Kaprifikation gehabt.

Bei der Dattelpalme erfolgt die Bestäubung durch den Wind. Hier werden in ähnlicher Weise wie beim Feigenbaum männliche Blütenstände an die weiblichen gebunden, um den Fruchtansatz zu

fördern. Diese Art der künstlichen Bestäubung ist gleichfalls schon im Altertum bekannt gewesen. Werth (1929) gibt eine Abbildung eines assyrischen Reliefs aus dem „Nordwestpalast" von Nimrud (Kalach) des Assurnasipal (884—860 v. Chr.), auf dem zwei tierköpfige Gottheiten dargestellt sind, die die Befruchtung der Dattelpalme vornehmen. Die künstliche Bestäubung der Dattelpalme wird auch heute ganz allgemein im Orient vorgenommen (Fig. 64).

Interessant ist auch der folgende Fall, der die wirtschaftliche Bedeutung blütenbiologischer Befunde zeigt. Als in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts der rote Wiesenklee (*Trifolium pratense*) als Futterpflanze in Neuseeland eingeführt wurde, zeigte es sich, daß der Fruchtansatz nur gering war, wodurch die weitere Kultur allmählich in Frage gestellt wurde. Zu den wichtigsten Bestäubern des Wiesenklees gehören in Europa die Hummeln. Auf Neuseeland fehlen aber Hummeln, und dieser Mangel war die Ursache der Samenarmut des dort gepflanzten Klees. Dunning bemühte sich dann durch eine Reihe von Jahren, nach Neuseeland europäische Hummeln einzuführen. Die ersten Versuche schlugen fehl. Endlich gelang aber die Einfuhr einer größeren Zahl von Königinnen von *Bombus terrestris*, so daß Mr. R. W. Fereday in einem Brief vom 3. Mai 1886 schreiben konnte: „... die Hummeln gedeihen und haben sich in einer ganz wunderbaren Weise vermehrt" (übersetzt aus Dunning 1886, S. XXXIV).

Daß zwischen dem Insektenbesuch und dem Fruchtansatz unserer einheimischen Obstbäume innige Beziehungen bestehen, ist allen Obstzüchtern bekannt. Die meisten Insekten, vor allem aber Bienen und Hummeln, die zu den blumentüchtigsten Insekten zählen, fliegen nur bei schönem, sonnigen und windstillen Wetter. Fällt daher zur Zeit der Obstblüte viel Regen oder treten häufige, starke Winde auf, so ist oft trotz reicher Blüte ein Ausfall an Früchten festzustellen, der seine Ursache in der geringen Tätigkeit der Blütenbestäuber während der Blütezeit hat. Aber auch bei der Kultur tropischer Kulturpflanzen spielt der rege Blütenbesuch der Insekten eine große Rolle. Beim Kaffeebaum, dessen Blüten durch Insekten bestäubt werden, wurde festgestellt, daß der Fruchtansatz schlecht ist, wenn zur Zeit der Blüte Regen fällt. Dazu kommt noch, daß, wie v. Faber (1912) gezeigt hat, die Pollenkörner der Kaffeeblüte, wenn

sie zehn Minuten mit Regenwasser in Berührung waren und dann plötzlich in trockene Luft übertragen werden, stark geschädigt sind. Sie verlieren aber vollkommen ihre Keimfähigkeit, wenn sie eine Stunde lang in Regenwasser waren und dann rasch getrocknet wurden.

Beim Kaffee wurde aber auch die Beobachtung gemacht, daß in kleinen Pflanzungen der Insektenbesuch wohl ein sehr reger ist, daß

Fig. 64. *Phoenix dactylifera* in einem Hofe in Bagdad. Der weibliche Blütenstand und eingelegte Zweige eines männlichen zusammengebunden. Phot. Handel-Mazzetti.
(Aus der Bildersammlung des botanischen Institutes in Wien.)

dagegen in großen Plantagen nur wenige oder auch gar keine Insekten an den Blüten zu finden sind. Das hängt damit zusammen, daß in großen Pflanzungen für die Insekten nach der Kaffeeblüte keine anderen Blüten mehr zur Verfügung stehen, die ihnen Nahrung liefern könnten und daher in solchen Plantagen das Insektenleben verarmt. Nun leidet aber auch in ganz großen Pflanzungen der Fruchtansatz nicht unter dieser Insektenarmut. Bei zahlreichen

Kaffeearten, wie z. B. bei *Coffea liberica*, *C. excelsa* u. a. tritt Selbstbestäubung auf. Schon in den Knospen öffnen sich die Staubbeutel und entleeren ihren Pollen. Entfaltet sich dann die Knospe, so sind auch schon die Griffeläste entwickelt und bedecken sich mit dem Pollen der eigenen Blüte, wodurch dann Befruchtung eintritt. Daß auch eine Bestäubung durch den Wind eintritt, wie Zimmermann (1926 S. 33) für *Coffea arabica* und *C. robusta* angibt, bedarf wohl noch einer Prüfung.

Unter Umständen wäre die Kultur gewisser insektenblütiger Kulturpflanzen überhaupt in Frage gestellt, wollte man sich auf den Insektenbesuch verlassen. So ist die Kultur der Vanille (*Vanilla planifolia*) vollständig auf künstliche Bestäubung angewiesen. Sogar in Mexiko, der Heimat der Vanille, muß in den Vanillegärten die Bestäubung künstlich vollzogen werden; gelegentlich gehen nach Wigman (1919 S. 393) *Melipona*-Arten und auch Kolibris an die Blüten. Die Bestäubung erfolgt ausschließlich durch eigene Arbeiter, die mit einem Stäbchen die Pollinien aus den Blüten ziehen und auf die Narbe übertragen. Geschickte Arbeiter sollen imstande sein, auf diese Weise an einem Morgen gegen 2000 Blüten zu bestäuben. Die beste Zeit für diese Arbeit sind die Morgenstunden; auch soll sie bei trockenem Wetter durchgeführt werden.

Diese wenigen Beispiele werden genügen, um zu zeigen, daß die Blütenbiologie auch unmittelbare Beziehungen zu der angewandten Botanik hat und ihre Erkenntnisse unter Umständen die Voraussetzung für die Kultur bestimmter Gewächse bilden.

LITERATURVERZEICHNIS

Armbruster, L. 1922. Über das Farbensehen bei Wespen. Naturwiss. Wochenschr., **37**, 419—422.

Beck v. Managetta, G. 1912. Die Futterschuppen der Blüten von *Vanilla planifolia* Andr. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **121**, 509—521.

Beck v. Managetta, G. 1914. Die Pollennachahmung in den Blüten der Orchideengattung *Eria*. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **123**, 1033—1046.

Beutler, R. 1928. Über den Zuckergehalt des Nektars einiger einheimischer Blütenpflanzen. Sitzber. Ges. f. Morph. u. Phys., München, **38**, 24—31.

Beutler, R. 1929. Biologische Beobachtungen über die Zusammensetzung des Blütennektars. Sitzber. Ges. f. Morph. u. Phys., München, **39**, 41—48.

Bonnier, G. 1879. Les Nectaires. Ann. Scienc. Natur., **8**, Paris.

Brieger, F. 1930. Selbststerilität und Kreuzungssterilität. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Pflanzen und der Tiere, Bd. **21**, Berlin, J. Springer.

Buxbaum, F. 1927. Zur Frage des Eiweißgehaltes des Nektars. Planta, **4**, 818—821.

Cammerloher, H. 1920. Der Spaltöffnungsapparat von *Brugmansia* und *Rafflesia*. Österr. Bot. Zeitschr., **69**, 153—164.

Cammerloher, H. 1923a. Unfruchtbarkeit als Folge vorübergehender Kleistopetalie bei *Aristolochia arborea*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **40**, 385—393.

Cammerloher, H. 1923b. Over eenige minder bekende Lokmiddelen van bloemen. De Tropische Natuur, 1923, 145—152.

Cammerloher, H. 1923c. Zur Biologie der Blüte von *Aristolochia grandiflora* Swartz. Österr. Bot. Zeitschr., **72**, 180—198.

Cammerloher, H. 1925. Die Resupination der Blüten von *Canavalia ensiformis* DC. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **34**, 19—43.

Cammerloher, H. 1927. Über einige Fälle von Unfruchtbarkeit kultivierter Pflanzen fremder Florengebiete. Österr. Bot. Zeitschr., **76**, 57—65.

Cammerloher, H. 1929a. Zur Kenntnis von Bau und Funktion extrafloraler Nektarien. Biologia generalis, **5**, 281—302.

Cammerloher, H. 1929b. Blütenökologische Untersuchungen an den Blüten einer *Bauhinia*. Bulet. Facult. Stiinte Cernăuti, **3**, 171 bis 174.

Clements, F. E. and Long, F. L. 1923. Experimental Pollination an outline of the Ecology of Flowers and Insects. Published by the Carnegie Institution of Washington.

Correns, C. 1891a. Beiträge zur biologischen Anatomie der *Aristolochia*-Blüthe. Jahrb. f. wiss. Bot., **22**, 161—189.

Correns, C. 1891b. Zur Biologie und Anatomie der Salvienblüthe. Jahrb. f. wiss. Bot., **23**, 190—240.

Crüger, H. 1865. A few notes on the fecundation of Orchids and their morphology. Journ. Linn. Soc. Botany, **8**, 127—135.

Daumann, E. 1930a. Nektarien und Bienenbesuch bei *Opuntia monacantha* Haw. Biologia generalis, **6**, 353—376.

Daumann, E. 1930b. Das Blütennektarium von *Magnolia* und die Futterkörper in der Blüte von *Calycanthus*. Planta, **11**, 108 bis 116.

Daumann, E. 1930c. Das Blütennektarium von *Nepenthes*. Beih. z. Bot. Centralbl., **47**, Abt. I, 1—14.

Delpino, F. 1869. Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti delle Società ital. scienze nat., XII, Milano.

Detto, C. 1903. Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. Flora **92**, 147—199.

Diels, L. 1916. Käferblumen bei den *Ranales* und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **34**, 758—774.

Dunning. 1886. In Proceedings of the entomological Society of London, 1886, XXXII—XXXIV.

Engler, A. und Prantl, K. 1926. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., **14a**, Leipzig, W. Engelmann.

Exner, F. und Exner, S. 1910. Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitzber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **119**, 191—245.

v. Faber, F. C. 1912. Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **25**, 59.

Forbes, H. O. 1886. Wanderungen eines Naturforschers im Malayischen Archipel. Autorisierte deutsche Ausgabe. Jena, H. Costenoble.

Forel, A. 1910. Das Sinnesleben der Insekten. München.

v. Frisch, K. 1914. Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zoolog. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., **35**.

v. Frisch, K. 1919. Über den Geruchsinn der Biene und seine blütenbiologische Deutung. Zoolog. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., **37**.

v. Frisch, K. 1923. Über die „Sprache" der Bienen. Zoolog. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., **40**, 1—186.

Gennerich, J. 1922. Morphologische und biologische Untersuchungen der Putzapparate der Hymenopteren. Arch. f. Naturgeschichte, **38**, Abt. A. Sonderdruck.

Goebel, K. 1923. Organographie der Pflanzen. 3. Teil, 2. Aufl., Jena, G. Fischer.

Goebel, K. 1924. Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2. Aufl., Jena, G. Fischer.

v. Guttenberg, H. 1915. Anatomisch-physiologische Studie an den Blüten der Orchideengattung *Catasetum* Rich. und *Cycnoches* Lindl. Jahrb. f. wiss. Bot., **56**, 374—415.

v. Guttenberg, H. 1928. Studien an den Blüten der Orchideengattung *Mormodes* Lindl. Jahrb. f. wiss. Bot., **68**, 133—148.

Hallermeier, M. 1922. Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung? Flora **115**, 75—101.

van Harreveld-Lako, C. H. 1926. *Adansonia digitata* L., De Baobab of Apenbroodboom. De Tropische Natuur 1926, 157—162.

Hess, C. 1914a. Neue Versuche über Lichtreaktionen bei Tieren und Pflanzen. Münchener mediz. Wochenschr., Nr. 27.

Hess, C. 1914b. Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. Zoolog. Jahrb., **34**, 81—106.

Hess, C. 1916. Messende Untersuchung des Lichtsinnes der Biene. Arch. f. d. ges. Physiologie, **153**, 289—320.

Hess, C. 1918. Beiträge zur Frage nach einem Farbensinn bei Bienen. Arch. f. d. ges. Physiologie, **170**, 337—366.

Hildebrand, F. 1863. Anatomische Untersuchungen über die Farben der Blüthen. Jahrb. f. wiss. Bot., **3**, 59—76.

Hildebrand, F. 1865—1866. Über die Befruchtung der *Salvia*-Arten mit Hülfe von Insekten. Jahrb. f. wiss. Bot., **4**, 451—476.

Hildebrand, F. 1897. Über die Bestäubung bei *Cyclamen*-Arten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **15**, 292—298.

Janse, J. M. 1886. Imitierte Pollenkörner bei *Maxillaria* spec. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **4**, 277—283.

Jost, L. 1929. Über die Blüte von *Mormodes*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **47**, 515—522.

Katz, E. 1926. Über die Funktion der Narbe bei der Keimung des Pollens. Flora, **120**, 241—281.

Kerner, A. 1873. Die Schutzmittel des Pollens. Innsbruck, Wagnersche Universitätsbuchdruckerei.

Kerner, A. 1898. Pflanzenleben II, 2. Aufl., Leipzig und Wien, Bibliogr. Institut.

Kirchner, O. 1925. Über die sogenannten Pollenblumen und die Ausbeutstoffe der Blüten. Flora, **118** u. **119** (Goebel-Festschr.), 312 bis 330.

Kirchner, Loew, Schröter. 1906. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, **1**, 1.

Klein, G. 1922. Über Blütenfarbstoffe. Verh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, **71**, (16)—(18).

Klein, G. und Steiner, M. 1928. Stickstoffbasen im Eiweißabbau höherer Pflanzen. I. Ammoniak und flüchtige Amine. Jahrb. f. wiss. Bot., **68**, 602—710.

Knoll, F. 1914a. Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbedeckten Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., **54**, 448—495.

Knoll, F. 1914b. Zur Ökologie und Reizphysiologie des Andröceums von *Cistus salvifolius*. Jahrb. f. wiss. Bot., **54**, 498—527.

Knoll, F. 1922. Der Tierversuch im Dienste der Blütenbiologie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **40**, (30)—(40).

Knoll, F. 1923. Über die Lückenepidermis der *Arum*-Spatha. Österr. Bot. Zeitschr., **72**, 246—254.

Knoll, F. 1925. Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephila livornica*. Zeitschr. f. vergl. Physiologie, Abt. C, **2**, 329—380.

Knoll, F. 1926. Insekten und Blumen. Abhandl. d. Zool. Bot. Ges. Wien, **12**.

Knoll, F. 1927. Über Abendschwärmer und Schwärmerblumen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **45**, 510—518.

Knoll, F. 1929. Die Gleitfalle als Blumentypus. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, **79**, (9)—(12).

Knoll, F. 1930. Über Pollenkitt und Bestäubungsart. Zeitschr. f. Bot. **23** (Oltmanns-Festschr.), 607—675.

Knuth, P. 1898—1905. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, W. Engelmann.

Kölreuter, J. G. 1761. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.

Kühn, A. und Ilse, D. 1925. Die Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben. Biol. Zentralbl., **45**.

Kugler, H. 1930. Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln. Planta, **10**, 229—280.

Laibach, F. 1920. Die Bedeutung der Narbe und des Griffels für die Blütenentwicklung von *Origanum vulgare*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **38**, 43—54.

Lehmann, E. 1928. Selbststerilität, Heterostylie. Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausg. von E. Baur und M. Hartmann, Band II.

Leick, E. 1915. Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **33**, 518—536.

Leitmeier-Bennesch, B. 1923. Beiträge zur Anatomie des Griffels. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. 1, **131**, 339 bis 356.

Lindman, C. A. M. 1902. Die Blüteneinrichtungen einiger südamerikanischer Pflanzen. I. *Leguminosae*. Bihang till K. svenska Vet. Akad. Handlingar, **27**, Afd. III, Nr. 14, 1—63.

Lindner, E. 1928. *Aristolochia Lindneri* Berger und ihre Bestäubung durch Fliegen. Biol. Zentralbl., **48**, 93—101.

Lotsy, J. 1899. Contributions to the life-history of the Genus *Gnetum*. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **16**, 45—114.

Marloth, R. 1913. The Flora of South Africa I.

Marloth, R. 1925. The Flora of South Africa II, 2, Capetown, Darter Bros. and Co.

Mathä, A. 1930. Der Seidenglanz der Kakteenblüten. Die Untersuchung wurde als Dissertation in den Jahren 1929—1930 im Wiener Botanischen Institut durchgeführt und ist derzeit noch nicht veröffentlicht. Das Manuskript erliegt im Dekanat der philosophischen Fakultät der Wiener Universität.

Michaelis, P. 1924. Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen. Bot. Abhandl. herausg. von K. Goebel, Heft 3.

Miechowski, A. 1906. Über die Systeme der Festigung in der Blüte. Diss. Zürich.

Möbius, M. 1885. Über den Glanz gelber *Ranunculus*-Blüten. Bot. Centralbl., **23**, 115—119.

Möbius, M. 1900. Das Anthophaein, der braune Blütenfarbstoff. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **18**, 341—347.

Möbius, M. 1912. Beiträge zur Blütenmorphologie und zur Kenntnis der Blütenfarbstoffe. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **30**, 365—375.

Möbius, M. 1923. Über die Färbung der Antheren und des Pollens. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **41**, 12—16.

Möbius, M. 1925. Noch einmal über den Glanz gelber *Ranunculus*-Blüten. Bot. Arch., **11**, 464—465.

Möbius, M. 1927. Die Farbstoffe der Pflanzen in Handbuch d. Pflanzenanatomie, herausg. von K. Linsbauer, Abt. 1, 1. Teil, Bd. III, Berlin, Gebr. Borntraeger.

Molisch, H. 1897. Der Einfluß des Bodens auf die Blüthenfarbe der Hortensien. Bot. Ztg., **55**, 1. Abt., 49—51.

Molisch, H. 1904. Leuchtende Pflanzen. Jena, G. Fischer.

Molisch, H. 1905. Über amorphes und kristallisiertes Anthocyan. Bot. Zeitg. **63**, 145—162.

Molisch, H. 1913. Mikrochemie der Pflanze. Jena, G. Fischer.

Molisch, H. 1930a. Als Naturforscher in Indien. Jena, G. Fischer.

Molisch, H. 1930b. Neues über die Orchideenblüte. Zeitschr. f. Bot., **22**, 593—605.

Müller, H. 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig, W. Engelmann.

Müller, H. 1881a. In Schenk, Handbuch der Botanik, **1**, Breslau, E. Trewendt.

Müller, H. 1881b. Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten. Leipzig, W. Engelmann.

Müller, L. 1926. Zur biologischen Anatomie der Blüte von *Ceropegia Woodii* Schlechter. Biologia generalis, **2**, 799—814.

Müller, L. 1929a. Über Bau und Nektarausscheidung der Blüte von *Grevillea Preissii* Meisn. Biologia generalis, **5**, 541—562.

Müller, L. 1929b. Anatomisch-biomechanische Studien an maskierten Scrophulariaceenblüten. Österr. Bot. Zeitschr., **78**, 193—214.

Nieuwenhuis-von Uexküll-Güldenband, M. 1914. Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien. Rec. Trav. bot. Néerlandais, **11**, 291—311.

Pearson, H. H. W. 1909. Further observations on *Welwitschia*. Philos. Transact. Royal. Soc. London, Ser. B, 200, 331—402.

Pohl, F. 1927. Die anatomischen Grundlagen für die Gleitfallenfunktion von *Stanhopea tigrina* und *St. oculata*. Jahrb. f. wiss. Bot., **66**, 556—577.

Pohl, F. 1929a. Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit und Fruchtknotenbau. Beih. z. Bot. Centralbl., **46**, Abt. 1, 247—285.

Pohl, F. 1929b. Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl., **46**, Abt. 1, 286—305.

Pohl, F. 1929c. Ölüberzüge verschiedener Pflanzenorgane, besonders der Blüte. Jahrb. f. wiss. Bot., **70**, 565—655.

Porsch, O. 1905. Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie" I. Österr. Bot. Zeitschr., **55**.

Porsch, O. 1906a. Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie" II. Österr. Bot. Zeitschr., **56**.

Porsch, O. 1906b. Die Duftentleerung der *Boronia*-Blüte. Verh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, **56**, 605—607.

Porsch, O. 1908. Neuere Untersuchungen über die Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte. Mitt. Naturw. Verein Steiermark, **45**, 346—370.

Porsch, O. 1910a. *Ephedra campylopoda* C. A. Mey., eine entomophile Gymnosperme. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **28**, 404—412.

Porsch, O. 1910b. Blütenbiologie und Photographie. Österr. Bot. Zeitschr., **60**.

Porsch, O. 1913. Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **31**, 580—590.

Porsch, O. 1916. Der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* C. A. Mey. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **34**, 202—212.

Porsch, O. 1922. Methodik der Blütenbiologie in E. Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 1. Urban u. Schwarzenberg, Berlin-Wien.

Ravasini, R. 1911. Die Feigenbäume Italiens. Bern, M. Drechsel.

Richter, S. 1929. Über den Öffnungsmechanismus der Antheren bei einigen Vertretern der Angiospermen. Planta, **8**, 154—184.

Robinson, I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **133**, 181—211.

Roze, E. 1894. Recherches sur les *Ruppia*. Bull. Soc. Bot. France, **40**, 466—480.

Schmucker, Th. 1930. Blütenbiologische und -morphologische Beobachtungen. Planta, **9**, 718—747.

Schneider, C. K. 1917. Illustriertes Handwörterbuch der Botanik. 2. Aufl. Leipzig, W. Engelmann.

Schniewind-Thies, J. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena, G. Fischer.

Schoenichen, W. 1922. Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. Leipzig, Quelle u. Meyer.

Sillig, J. 1852. C. Plini Secundi Naturalis Historiae, vol. **2**. Hamburg et Gotha.

Sommer, B. S. 1929. Über Entwicklungshemmungen bei Samenanlagen. Flora, **124**, 63—93.

Sprengel, Ch. K. 1793. Das entdeckte Geheimnis der Natur. Berlin.

Sprengel, Ch. K. 1822. Theophrast's Naturgeschichte der Gewächse II. Altona.

Svedelius, N. 1904. On the Lifehistory of *Enalus acoroides*. Ann. Royal Botanic Gardens Peradeniya, **2**, 267—297.

Troll, W. 1928. Über Antherenbau, Pollen und Pollination von *Galanthus* L. Flora, **123**, 321—343.

Ule, E. 1898. Über Blüteneinrichtungen einiger Aristolochien in Brasilien. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **16**.

Weiße, A. 1923. Über Änderung der Blütenfarbe durch äußere Faktoren. Verh. d. Botan. Ver. d. Prov. Brandenburg **65**, 27—36.

Werth, E. 1923. Über die Bestäubung von *Viscum* und *Loranthus* und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen I und II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **41**, 151—164.

Werth, E. 1929. Wie alt ist die Erkenntnis der Sexualität der Pflanzen? Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **47**, 608—613.

Wettstein, R. v. 1904. Vegetationsbilder aus Südbrasilien. Leipzig und Wien, F. Deuticke.

Wettstein, R. v. 1916. Das Abschleudern der männlichen Blüten bei *Mercurialis*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **34**, 829—836.

Wettstein, R. 1924. Handbuch der Systematischen Botanik. 3. umgearbeitete Aufl. Leipzig—Wien, F. Deuticke.

Wigman, H. J. 1919. Specerijen in K. W. van Gorkom's, Oost-Indische Cultures, derde deel. Amsterdam, J. H. De Bussy.

Willis, J. C. 1895. Contributions to the Natural History of the Flower, Part II. Fertilization Methods of various Flowers. Journ. Linn. Soc. Botany, **30**, 284.

Winkler, Hans. 1927. Über eine *Rafflesia* aus Zentral-Borneo. Planta, **4**, 1—97.

Winkler, Hubert. 1906. Beiträge zur Morphologie und Biologie tropischer Blüten und Früchte. Engl. Bot. Jahrb., **38**, 233—271.

Ziegenspeck, H. 1926. Über Amyloidfenster in den Narbenpapillen des *Alopecurus* und *Phleum*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **44**, 561 bis 563.

Zimmermann, A. 1926. Kaffee. Wohltmann-Bücher, Monographien zur Landwirtschaft warmer Länder, Bd. 4, W. Bangert, Hamburg.

REGISTER

(Seitenzahlen mit * beziehen sich auf Abbildungen)

A

Aasfliegen 37, 59, 72, 80, 127, 169
Aasgeruch 37, 38, 42, 59, 72, 76, 80, 84, 86, 87, 90, 112, 126, 127, 128, 169, 170, 174
Aaskäfer 59, 80, 127
Abendschwärmerblumen 41
Abutilon 95
Acacia 99
Acacia Benthami 118
Acacia floribunda 118
Acacia imbricata 119
Acanthaceae 65, 100, 141
Acer 21, 63
Adansonia digitata 174, 175*
Additionsfarben 120
Adonis aestivalis 98, 117, 120
Aesculus hippocastanum 98, 114
Aleochara intricata 164
Alnus 16, 21
Alnus cordata 22
Alnus glutinosa 100*
Alpinia 43
Alpinia Hookeriana 68
Amaryllidaceae 96
Ameisen 42, 47, 77, 131
Ameisen als Kundschafter 43
Amentiflorae 16
Amorpha fruticosa 117
Amorphophallus 169
Amorphophallus rex 102
Anagallis arvensis 117
Amyloidfenster der Narbe 16
Anemogamie 15, 21
Anemone 48
Anemophilie 15
Anflug 13
Anflug der Aasfliegen an die Blüten 37
Anflug von *Charaxes* an die Blüten 41.
Anhalonium 95
Anklammerungsantheren 48
Antherenfarbe 98
Anthochlor 98, 119
Anthokyan 98, 99, 116, 117, 119, 120, 125, 128
Antholyza bicolor 44*
Anthophäin 99, 119
Anthophora pilipes 64, 172
Anthophora zonata 66, 67, 172, 173
Anthoxantin 98, 118, 119
Antirrhinum majus 117
Aphodius immundus 164
Aphodius luridus 164
Aphodius merdarius 164
Aphodius prodromus 164
Aphodius quadriguttatus 164
Aphodius quadrimaculatus 164
Aphodius tristis 164
Apiden 23
Apis indica 66, 67
Araceae 84, 97, 131, 132
Argynnis paphia 40
Aristolochia 37, 72, 73, 84, 86, 103, 105, 108, 132, 169, 177

Aristolochia arborea 43, 76, 86, 106
Aristolochia clematitis 84, 132, 133*
Aristolochia elegans 76, 84
Aristolochia gigas 76, 169
Aristolochia grandiflora 37, 75, 76, 83*, 84, 86, 105*, 106*, 126, 128, 129, 169
Aristolochia Lindneri 73, 74*
Aristolochia macroura 170
Aristolochia ringens 76, 84, 85*, 86, 126
Aristolochia sipho 86
Aristolochia tricaudata 86
Arnica montana 118
Artemisia 21
Artstetigkeit der Honigbiene beim Blütenbesuch 39
Arum 37, 73, 132, 136, 159, 169
Arum italicum 134
Arum maculatum 103, 134, 135*
Arum nigrum 38, 80, 81*, 126, 128, 129, 132, 134, 159ff.
Asarum europaeum 72
Asclepiadaceae 88, 89, 100
Asperula odorata 127
Aster 116
Atheta atramentaria 164
Atheta laevana 164
Atheta parva 164
Atheta pertyi 164
Atlasglanz 122
Autogamie 12

B

Bartschia 23
Bauhinia Bongardi 124
Bauhinia scarlatina 102, 124
Befruchtungsantheren 48, 49
Beköstigungsantheren 48, 49
Berberis 63, 94
Berberis vulgaris 94, 118, 126
Bestäuber 14, 42, 63, 172
Bestäubungstropfen 18, 22
Besuch der Blüten 13
Besucher 14, 172
Besucherlisten 14
Betula 16, 21
Betulaceae 19
Betula papyracea 22
Betula pubescens 22
Bienen 34, 43, 48, 51, 62, 63, 64, 68, 69, 93, 114, 148
Bienenblumen 61, 62, 64
Bienenbrot 48
Bienen-Hummelblumen 61, 68
Bindung an bestimmte Blüten bei *Bombylius* 37
— bei *Macroglossum* 40
— an dunkle Objekte bei *Macroglossum* 40
Blasenfüßler 66
Blastophaga grossorum 177
Blitzen der Blüten 122
Blütenfarben 115ff.
Blumengesellschaften 61, 63
Blumenklassen 60ff.
Blumen mit freiliegendem Honig 61, 63, 72
— — halbgeborgenem Honig 61, 63, 72
— — völlig geborgenem Honig 61, 63
— — tief geborgenem Honig 39
Bockkäfer 69
Bombus agrorum 39
Bombus carbonarius 114
Bombus confusus 39
Bombus hortorum 39
Bombus lapidarius 39
Bombus silvarum 39
Bombus terrestris 39, 172, 179
Bombylidae 34
Bombylius 34ff., 144, 176
Bombylius discolor 172
Bombylius fuliginosus 35ff., 148ff.
Bombylius major 172
Borborillus uncinatus 164
Borborus equinus 164
Boronia elatior 130
Boronia megastigma 129, 174
Borraginaceae 99, 100

Braunrote Färbung vieler nach Aas duftender Blüten 37, 72, 127
Broussonetia 17
Brugmansia 72, 129
Brugmansia Zippelii 129*
Brunfelsia 125

C

Caccobius schreberi 164
Cactaceae 95, 122
Calamintha alpina 68
Calendula officinalis 122
Calla aethiopica 141
Calliandra Tweedii 102
Calliphora 169
Calliphora erythrocephala 59*, 170
Callitrichaceae 25
Callitriche autumnalis 27
Calluna 63
Calluna vulgaris 23
Calotropis gigantea 68, 89*
Caltha 63
Caltha palustris 99, 118
Calycanthus florida 55, 56*
Calycanthus occidentalis 55
Campanulaceae 100
Canavalia bonariensis 140
Canavalia ensiformis 65, 67*, 140, 141, 168, 172, 173
Cannabis 16, 21
Capparis horrida 125
Carpinus 16
Caryophyllaceae 100
Cassia 48, 62, 176, 177
Cassia marylandica 98
Catasetum 104, 177
Catasetum fimbriatum 103*
Celtis 16
Ceratophyllaceae 25
Ceratopogon 88
Cercyon haemorrhoidalis 164
Cercyon pygmaeus 164
Cereus 95
Ceropegia debilis 87, 136
Ceropegia Woodii 87, 88*, 136
Chamaeorchis alpina 69
Charaxes jasius 41, 167
Chasmogamie 10
Chelidonium majus 118
Chemische Bindung bei der Honigbiene 39
Chemische Fernanlockung bei *Charaxes jasius* 41
— bei *Deilephila elpenor* 41
— bei Käfern 42
— bei *Macroglossum* 40
Chemische Fernwirkung 35
— — der *Aristolochia*-Blüten 38
— — der *Arum*-Keule 38
Chemische Nahwirkung 39
— — der Blüten von *Muscari racemosum* 37
Chrymestra Wallichii 109
Circaea 91
Cistus salvifolius 95
Cistus villosus 95
Citrus 127
Clematis vitalba 126
Coelogyne cristata 109
Coelogyne Massangeana 119
Coffea arabica 180
Coffea excelsa 180
Coffea liberica 180
Coffea robusta 180
Coleoptera 42, 164
Coleus 68
Compositae 63
Coprophila ferruginata 164
Coprophila pusilla 164
Cornus sanguinea 126
Coryanthes 68, 177
Coryanthes macrantha 78
Corydalis cava 64, 172
Corydalis lutea 118
Corydalis solida 64
Corylus 16, 21
Corylus avellana 22
Costus 43
Costus lucanusianus 68
Cotyledon pulverulenta 77
Crataegus monogyna 126

Crataegus pentagyna 126
Crocin 119
Crocus sativus 119
Cruciferae 63
Cryptocoryne Griffithii 84, 102
Cucurbita pepo 45*
Cucurbitaceae 32
Cyclamen 23
Cycnoches 104
Cyperaceae 16, 21, 22
Cypripedium 90
Cypripedium calceolus 53, 110
Cytisus laburnum 117

D

Dalechampia bidentata 57*, 58, 63, 174
Dalechampia caperonioides 59
Dalechampia scandens 58
Datiscaceae 19
Dattelpalme 177, 178, 179*
Datura metel 125
Deherainia smaragdina 99, 116
Deilephila elpenor 41
Deilephila livornica 41, 158
Delphinium 120
Delphinium elatum 117
Dianthus 127
Dichogamie 10, 12
Dictamnus 127
Dictamnus albus 130*, 131
Diklinie 9
Diözische Pflanzen 10
Diptera 34, 164
Dracunculus creticus 38
Düfte, aasartige 37, 38, 42, 59, 72, 76, 80, 84, 86, 87, 90, 112, 126, 127, 128, 169, 170, 174
— aminoide 126, 127, 128
— benzoloide 127
— indoloide 126, 127, 128
— Muskat- 35, 37, 149
— Nelken- 70, 126
— paraffinoide 127
— terpenoide 127
— Zitronen- 131
Duftstetigkeit der Honigbiene 39
Dunkelflug 152
Dunkeltrieb 152

E

Echinocactus longihamatus 123*
Echte Selbststerilität 10
Einhäusige Pflanzen 9
Ekelblumen 61, 72
Enalus 25, 27
Enalus acoroides 28
Encephalartos Altensteinii 23
Encephalartos caffer 23
Encephalartos villosus 23
Entomophilie 22
Ephedra campylopoda 22, 23*
Epidermislücken 46, 134, 135*f.
Epipactis latifolia 68
Eria monostachya 51
Eria paniculata 51
Erica carnea 23
Ericaceae 97, 99, 100
Eriocephalidae 62, 63
Erythrina crista galli 114
Euglossa 68
Euglossa dimidiata 78*
Eumenes 47
Euphorbia 44
Euphorbia helioscopia 37
Euphorbia pulcherrima 46*
Euphorbia virgata 45*
Euphorbiaceae 46, 58
Evonymus europaeus 63
Explodiflorae 17
Explosionseinrichtungen 65, 70, 108, 177
Extraflorale Nektarien 42, 46, 111, 114

F

Fagraea litoralis 13, 69*, 70, 172
Fagaceae 19
Fagus 16, 21
Fagus silvatica 22
Fallvorrichtung 102, 165
Faltenwespen 47

Falterblumen 61, 69
Farbe der Abendschwärmerblumen 41
Farbensehen von *Deilephila livornica* 41
Farbensinn des *Bombylius fuliginosus* 35
— der Honigbiene 39, 145ff.
— der Hummeln 39
— von *Macroglossum* 40
— von *Protoparce convolvuli* 41
— der Tagfalter 40
— der Wespen 40
Farbenstetigkeit der Honigbiene 39
Farbenunterscheidungsvermögen von *Bombylius* 36
— von *Charaxes* 41
— von *Deilephila livornica* 41
— der Hummeln 40
— bei Tagfaltern 40
Farbenwechsel der Blüten 123
Feigenbaum 31, 32, 177
Fernanlockung der Aasfliegen 37, 90
— der Hummeln 40
— der Hymenopteren 39
Fernwirkung farbiger Papiere 36, 41
Festigung der Blüte 137ff.
Fettglanz 121
Fliegen 23, 37, 63, 69, 72, 73, 76, 80, 82, 84, 85, 86, 90, 128, 163*, 169, 170
Fliegenblumen 61, 70
Flugkasten 155*, 156
Formensinn der Honigbiene 39
Formica cinerea 164
Franciscea latifolia 125
Frauenschuh 53
Fraxinus 19
Fremdbestäubung 12, 13, 74, 95, 107
Freycinetia funicularis 115
Fritillaria imperialis 114
Futterblumen aus Papier 155*, 157, 158, 168
Futtergewebe 54, 68, 79
Futterhaare 52, 55
Futterkörper 55
Futterwarzen 77, 78

G

Galanthus 116
Galium 63
Galium lucidum 166
Gallwespen 31, 177
Gammaeule 167
Garrya 16
Gartenstiefmütterchen 120
Geitonogamie 13
Gelbfilter 36, 150
Genista tinctoria 62
Gentiana pneumonanthe 117
Geraniaceae 100
Geruchsinn der Ameisen 42
— der Honigbiene 39
Geschlossenblütigkeit 10
Getrenntgeschlechtigkeit 9
Gewölbekonstruktion 140
Gewürzstrauch 55
Gilia tricolor 117
Glasmodelle von *Arum*-Blütenständen 132, 159ff., 161*, 163*
Glasglanz 121
Glasröhrchenmethode 36, 149, 151*
Gleiteinrichtungen 68, 76, 84, 85, 88, 160, 162
Gleitfallenblumen 68, 70, 73, 76, 177
Gleitzone 77, 162
Glumiflorae 15
Gnetum 22
Goethea Mackoyana 98
Gonepteryx rhamni 40
Gramineae 16, 21, 22, 97, 100
Grammoptera laevis 69
Grauröhrchenmethode 36, 147*, 150
Grautafelmethode 36, 40, 144, 145*, 148, 149*
Grevillea Preissii 46, 47*
Gymnopa rondani 88
Gymnospermae 15, 18, 22, 23

H

Halophila 25
Halidayina spinipennis 164
Halorrhagidaceae 25
Harzartige Stoffe als Insektenanlockungsmittel 58, 63
Hautflügler 39
Helichrysum 119
Helicteres hirsuta 46
Helicteres isora 124
Heliotropium 127
Helleborus 120
Heringsche Farbenpapiere 40, 144, 145
Herminium monorchis 91
Hesperidae 66
Heterodistylie 12
Heterostylie 11
Heterotristylie 12
Hibiscus 116
Hibiscus mutabilis 125
Hibiscus tiliaceus 125
Hippophae 18
Holzbienen 62, 64, 65, 68, 107, 115, 136, 138, 142, 168, 172
Holzbienenblumen 68
Homogamie 10
Honigbienen 34, 39, 40, 62, 63, 64, 77, 89, 91, 111, 144, 145, 172
Honigblüten 35, 36, 37
Honigdiebstahl 64, 67, 170ff.
Honigersatzmittel 61
Honigvögel 68, 174
Hummelblumen 61, 64, 68
Hummelfliegen 34
Hummeln 39, 48, 62, 63, 64, 65, 68, 77, 91, 92, 178
Humulus 21
Hydrangea hortensis 125
Hydrocharitaceae 25
Hydrogamie 15
Hydrophilie 15
Hymenoptera 22, 39, 164, 169
Hypericum 48
Hypericum pulchrum 118

I

Idiogamie 12
Immenblumen 61, 64ff.
Immotiflorae 18
Incarvillea Delavayi 107
Individualbestäubung 12, 13
Inzucht 12, 13
Iridaceae 32
Iris pallida 77
Iris variegata 98

J

Jatropha gossypifolia 58
Juglans 16, 21
Juglans regia 22
Juncus 19, 25

K

Käfer 42, 48, 51, 56, 62, 63, 73, 80, 82
Kaffeebaum 178
Kalmia angustifolia 95
Kaprifikation 177
Kesselfallenblumen 60, 61, 72, 84, 87
Kittstoffe des Pollens 21, 102, 165
Kittstoffreste 20, 22
Klebstoffe des Pollens 19, 20, 101, 165
Kleinkerfblumen 61, 91
Kleistogamie 9, 10
Kleistopetalie 10
Klemmfallenblumen 61, 88
Kolibris 180
Koniferen 21
Kontrastfarben 99, 143
Künstliche Bestäubung 106, 177, 180

L

Labiatae 141
Lackglanz 121
Lampides 66
Lathyrus heterophyllus 117
Lavandula 127
Lepidoptera 40
Lerchensporn 64

Liliaceae 96, 100
Lilium 70
Lilium bulbiferum 122
Linaceae 100
Linaria cymbalaria 138, 139*
Linaria vulgaris 118, 159*
Listera cordata 69
Listera ovata 69, 116
Lloydia 72
Lobeliaceae 141
Loganiaceae 172
Longistamineae 16
Lonicera alpigena 68
Lonicera caprifolium 70
Lucilia 169, 170
Lückenepidermis 134, 135*f.
Luzula 19, 25
Lycaenidae 66
Lythrum salicaria 12

M

Macroglossum stellatarum 40, 144, 150ff., 166f., 176
Magnolia julan 110
Magnolia Soulangeana 110
Mahonia aquifolium 126
Malva 63
Malvaceae 32
Maxillaria 52
Maxillaria Lehmannii 50, 51*
Maxillaria nana 55*
Maxillaria rufescens 52, 53*, 127, 128
Maxillaria venusta 50
Medicago sativa 116
Megistorrhynchus longirostris 69
Mehliger Pollen 16, 18, 20, 24, 101
Melastoma 49
Melastoma malabathricum 49*
Melipona 55, 58, 180
Mercurialis annua 17*, 126
Mercurialis perennis 126
Mesembrianthemum Brunnthaleri 122
Metallglanz 122
Micropterygidae 62
Micropteryx calthella 62
Mimosa 99
Mimulus 107
Mimulus luteus 107
Mimulus moschatus 107
Mischfarbe 118, 119
Mistel 43
Mohnblume 120
Monochlamydeae 15, 21, 22
Monözische Pflanzen 9
Monoklinie 9
Mormodes 104
Morus 16
Motten 49
Mucuna 108, 177
Mücken 88
Muscari racemosum 35ff., 148ff., 151*
Muskatduft 35, 37, 149
Myosotis 120, 123
Myosotis silvatica 115
Myrothamnaceae 19
Myrtaceae 99

N

Nachbarbestäubung 13
Nachtfalterblumen 61, 69
Nahwirkung der *Muscar* -Blüten 37
Najadaceae 25
Narcissus poeticus 117
Nektar 43ff., 110ff.
Nektarblumen 61, 63ff.
Nektarentleerung 45, 46, 110, 111, 113
Nektarersatzmittel 43ff.
Nektarhefen 115
Nektarien 44ff., 110ff.
Nektartropfen bei Gymnospermen 22
Neottia nidus avis 119
Nepenthes 77
Nepenthes mixta 111, 112*
Nicotiana affinis 141
Nicotiana tabacum 141
Numerierung der Bienen 147
Nymphalidae 41

O

Odontopus sexpunctulatus 22
Ölausscheidungen als Ursache des Glanzes bei Blütenblättern 121, 122
Ölausscheidungen auf Gleitflächen 77, 78, 79, 82, 160
Oenothera 101
Olina geniculata 164
Onthophagus furcatus 164
Onthophagus lemur 164
Ophtalmophyllum Friederichiae 122
Ophyra leucostoma 164
Optische Bindung bei der Honigbiene 39
Optische Fernwirkung der Blüten von *Muscari racemosum* 35
Optische Fernanlockung von *Deilephila elpenor* 41
— — von *Deilephila livornica* 41
— — der Honigbienen 39
— — von Käfern 42
— — von *Macroglossum* 41
— — von *Protoparce convolvuli* 41
— — der Wespen 39
Optische Nahwirkung der Blüten von *Muscari racemosum* 37
Optische Wirkung der *Arum*-Spatha 38
Opuntia 95, 111
Opuntia monacantha 111
Orchidaceae 50, 52, 54, 57, 91, 101, 103, 108, 109, 141
Origanum vulgare 108
Ornithidium divaricatum 57
Oxytelus inustus 164
Oxytelus pumilus 164
Oxytelus sculpturatus 164

P

Pandanus 62
Papaver 48, 118
Papaveraceae 141
Papaver bracteatum 99
Papaver orientale 122
Papilionaceae 65, 107, 108, 140, 141
Parasterilität 10
Parietaria 17
Paris quadrifolia 90
Parnara tulsi 66
Parnassia palustris 60*, 90
Parthenokarpie 19
Pelargonium zonale 98, 117
Pelzbienen 64
Penduliflorae 16
Periploca 89
Phoenix dactylifera 179*
Phylogenetisches Alter der Wind- und Tierblütigkeit 21
Physothrips vitticornis 67
Pieris brassicae 40
Pilea 17
Pinguicula alpina 90
Pirus piraster 126
Pittosporum tobira 127
Plagiolepis pygmaea 164
Plantaginaceae 97
Plantago 21, 62
Platystethus arenarius 164
Plusia gamma 167
Polemoniaceae 100
Pollen als Nahrung 48, 62
Pollenblumen 48, 61, 62
Pollenduft 102
Pollen; Empfindlichkeit gegen Wasser 99
Pollenentleerung 97, 107
Pollenfarbe 98
Pollenkitt 101ff., 165
Pollenimitation 50ff.
Pollennachahmung 50ff.
Pollentetrade 20
Pollenvierling 20, 25, 102
Pollenzwilling 20
Polycarpicae 21
Polystachya 51
Populus 19, 21
Populus nigra 22
Posoqueria latifolia 70, 71*, 96, 126
Potamogeton 18
Potamogetonaceae 25, 30, 31

Potamogeton densus 27
Primula elatior 119
Primula officinalis 119
Primula veris 11*, 12
Pronuba yuccasella 49
Protandrie 10
Proterandrie 10
Proterogynie 10
Protogynie 10
Protoparce convolvuli 41

Q

Quercus 16
Quisqualis indica 125

R

Rafflesia 37, 72, 126, 129, 169, 170
Rafflesia patma 170
Rafflesia Rochussenii 129*
Ranunculaceae 96, 97, 99
Ranunculus 63, 118, 121
Ranunculus ficaria 118
Ranunculus repens 119*
Reizempfindliche Narben 107
Reizempfindliche Staubgefäße 94
Resupination 140, 141, 168
Reusenhaare 83*, 84, 85, 86, 132, 133*
Rhamnus 72
Rhododendron 97
Rhododendron hybridum 102
Ribes 63
Ribes alpinum 98
Ribes aureum 98
Richea 19
Ricinus 21
Rondeletia strigosa 51
Rosa 48
Rosaceae 96, 100
Roßkastanie 114
Rubiaceae 51, 70
Rubus 63
Rüsselkäfer 23
Rüsselspurenmethode 157ff., 158*, 159*
Rüttelpapillen 88
Rumex 21
Ruppia maritima 25, 26*
Ruppia rostellata 27
Ruppia spiralis 27
Ruta graveolens 72, 127, 130*
Rutaceae 129

S

Salbei 64
Salpiglossis sinuata 120
Salvia 64, 92, 174
Salvia austriaca 92, 93
Salvia glutinosa 92
Salvia patens 93
Salvia pratensis 93*, 94
Salvia triangularis 93
Salvia tubiflora 93
Salvia verticillata 93
Sambucus javanica 46, 48*
Samtglanz 121
Sarcophaga 169
Sarothamnus scoparius 62
Sauromatum 169
Sauromatum guttatum 135
Saxifraga 63, 72
Scheinpollen 51
Scheuchzeria 19, 20
Schleudereinrichtungen 103, 177
Schlupfwespen 69
Schlupfwespenblumen 61, 69
Schmetterlinge 40, 47, 51, 62, 63, 64, 67, 69, 174
Schwärmer 40, 69
Schwärmerblumen 69
Schwebefähigkeit des Pollens im Wasser 24
Schwebfliegen 62, 63, 64, 91
Schwebfliegenblumen 61, 91
Schwimmfähigkeit des Pollens 24, 26, 27
Scotophilella crassimama 164
Scotophilella mirabilis 164
Scotophilella puerula 164
Scotophilella spec. 164
Scrophularia 63

Scrophularia nodosa 68
Seidenglanz 121, 122
Selbstbestäubung 12, 13, 95, 105, 106, 180
Selbststerilität 10
Septalnektarien 44
Silberglanz 121
Sitz des Blütenduftes 98, 101
Sorbus aria 126
Sorbus latifolia 126
Sparmannia 95
Spartium junceum 64, 107
Spathodea campanulata 46
Sperrhaare 87, 136
Sphaerocera pusilla 164
Sphaerocera subsultans 164
Sphingidae 69
Spritzdrüsen 131
Stachellose Honigbienen 58
Stachytarpheta mutabilis 68
Stanhopea 68, 77, 177
Stanhopea grandiflora 77
Stanhopea oculata 77, 78*
Stanhopea tigrina 77, 78*, 79*, 121
Stapelia 37, 169
Stapelia grandiflora 59*, 170
Statolithenstärke 142
Sterculia javanica 53, 54*
Sterculia laevis 53, 54*
Stigmatochromie 109
Strelitzia reginae 116
Streupräparate 20
Strobilanthes isophyllus 107
Subtraktionsfarben 120
Symphytum officinale 123
Syrphys balteatus 62

T

Taeniothrips longistylus 66
Täuschblumen 60, 61, 90
Täuschung der blumenbesuchenden Insekten 43, 59, 60
Tagetes erecta 122
Tagetes patula 122
Tagfalter 40
Tagfalterblumen 61, 69
Tagschwärmer 40
Taubenschwanz 40, 90, 151ff., 167
Thalictrum 62, 97
Thripsidae 43, 66, 67
Thrips japonicus 67
Thunbergia erecta 171*, 172
Thunbergia grandiflora 65*, 66*, 137, 138*
Thymus 63
Tierblütigkeit 21
Tillandsia amoena 117
Torenia Fournieri 107
Trichopilia marginata 110
Trifolium pratense 178
Triglochin 18
Trigona 58, 63, 66, 67
Trollius 63
Tropaeolum majus 122, 123
Tulpe 120

U

Ulmus 21
Umbelliferae 63
Ursache für das Ausgleiten der Insektenbeine 77, 79, 84
Urtica 17

V

Valeriana 127
Vallisneria 25, 27, 28*
Vanda 101*
Vanda suavis 127
Vanessa io 40
Vanilla planifolia 55, 180
Veratrum 72
Verbascum 62, 118
Verbascum nigrum 53, 117
Veronica 63, 91
Veronica chamaedrys 91
Vespa saxonica 39
Viburnum lantana 126
Vicia faba 99, 119
Vinca 108
Viola tricolor 119
Vorliebe der Ameisen für Hohlräume 43
— — — süße Stoffe 42

W

Wachsausscheidungen als Insektenanlockungsmittel 57
Wachsüberzüge auf Gleitflächen 73, 77, 85, 86, 87, 88, 132, 160
Wärmeentwicklung in Blütenständen von Araceen 80, 131, 165
Wanzen 54
Wassertröpfchen auf Gleitflächen 84
Weinschwärmer 41
Wellblechkonstruktion 138
Welwitschia 18, 22
Wespen 39, 63, 68
Wespenblumen 61, 68
Wiesenklee 178
Windenschwärmer 41
Wollschweber 34, 35, 172

X

Xenogamie 12
Xylobium squalens 126
Xylocopa 48, 62, 64, 65, 67, 111, 171, 172, 176
Xylocopa coerulea 66, 67, 68, 140, 142, 172, 173
Xylocopa confusa 101*
Xylocopa latipes 65*, 66, 67*, 68, 89*, 114, 137, 138, 140, 168, 172
Xylocopa violacea 65

Y

Yucca 49
Yucca filamentosa 98
Yuccamotte 50

Z

Zannichelia palustris 30*, 31
Zantedeschia aethiopica 102
Zea mays 100*
Zingiberaceae 43
Zostera marina 29*, 30, 99
Zuckergehalt des Nektars 114
Zuckerhaare 53, 62
Zweiflügler 34
Zweigeschlechtigkeit 9
Zweihäusige Pflanzen 10
Zwillingspollen 20

Die Grünalgen der Adria von Dr. Hermann Cammerloher. Mit 6 Tafeln. (VIII u. 141 S. 1915) Geheftet 6.75

Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich von Professor Dr. L. Diels. Mit 30 Textabbildungen (130 S.) 1906 Geheftet 6.—

Die Stellung der grünen Pflanze im irdischen Kosmos von Professor Dr. H. Schroeder. (VIII u. 93 S.) 1920 Leicht kartoniert 3.60

Syllabus der Pflanzenfamilien. Eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem von Geh. Oberregierungsrat Prof. Dr. A. Engler. Neunte und zehnte Auflage mit Unterstützung von Prof. Dr. E. Gilg. Mit 462 Textabbildungen (XLIII und 420 S.) 1924 Gebunden 13.50
Mit Schreibpapier durchschossen Gebunden 19.50

Die Pflanzenmischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse von W. O. Focke. (IV und 570 S.) 1881 Geheftet 33.—

Pflanzen-Teratologie von Professor Dr. O. Penzig. 2., stark vermehrte Auflage. 3 Bände. (XI und 1455 S.) 1921/22 Gebunden 120.—

Phyllobiologie nebst Übersicht der biologischen Blatt-Typen von einundsechzig Syphonogamen-Familien von Professor Dr. A. Hansgirg. Mit 40 Textabbildungen. (XIV und 486 S.) 1903 Geheftet 18.—

Allgemeine Pflanzengeographie von Prof. Dr. A. Hayek. Mit 5 Textabbildungen und 2 Karten. (VIII und 409 S.) 1925 Gebunden 21.—

Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie herausgegeben von Professor Dr. Eugen Warming † und Professor Dr. P. Graebner. Vierte, umgearbeitete und verbesserte Auflage von Professor Dr. P. Graebner. Mit zahlreichen Abbildungen. Lieferung 1/3: (720 S.) 1930—1931 Subskriptionspreis geheftet 70.80

Der Subskriptionspreis verpflichtet zur Abnahme des vollständigen Werkes.

Auch die neue Auflage von „Warming-Graebner, Pflanzengeographie" erscheint zur Erleichterung der Abnehmer in etwa sechs zwanglosen Lieferungen. Für jede Lieferung wird ein Subskriptionspreis bestimmt, der zur Abnahme des vollständigen Werkes verpflichtet. Einzelne Lieferungen sind nicht erhältlich. Nach Erscheinen der letzten Lieferung findet eine Erhöhung des Preises für das abgeschlossene Werk statt.

Aufgabe der Pflanzengeographie ist es, über die Verteilung der Pflanzen auf der Erde wie über die Gründe und Gesetze dieser Verteilung zu unterrichten. Von zwei verschiedenen Gesichtspunkten kann die Betrachtung ausgehen, nach denen man die Pflanzengeographie in die floristische und die ökologische teilen kann, die nur zwei verschiedene Richtungen derselben Wissenschaft sind. Für die ökologische Pflanzengeographie ist das vorliegende Lehrbuch seit Jahren das unübertroffene Standard-Werk, das auch in der neuen Bearbeitung willkommene Aufnahme finden wird.

Handbuch der systematischen Botanik von Prof. Dr. Eugen Warming †. Deutsche Ausgabe. Vierte, verbesserte Auflage von Professor Dr. M. Möbius. Mit 724 Textabbild. und einer lith. Tafel. (XVI u. 526 S.) 1929 Gebunden 25.—

Mit der neuen Auflage ist das bekannte Lehrbuch auf den heutigen Stand der Wissenschaft gebracht. Es ist das einzige Werk in Deutschland, das speziell die Systematik in kurzgefaßter, zum Studium geeigneter Weise enthält und den phylogenetischen Zusammenhang darzustellen sucht. Besonders sind die Kryptogamen umgearbeitet und erweitert worden. So wird das Buch auch in seiner neuen Form weitere Freunde finden.

Beiträge zur botanischen Protistologie. I. Teil: Die Polyangiden von Prof. Dr. E. Jahn. Mit 2 farbigen Tafeln und 14 Textabb. (IV u. 107 S.) 1924 Geheftet 9.75

Systematische Anatomie der Monokotyledonen

von Dr. Hans Solereder †, weil. o. ö. Professor der Botanik an der Universität Erlangen, und Dr. Fr. J. Meyer, Professor der Botanik an der Technischen Hochschule Braunschweig.

Heft III: Principes — Synanthae — Spathiflorae. Mit 43 Abbildungen im Text. Einzelpreis geheftet 22.50
Subskriptionspreis geheftet 15.—

„ IV: Farinosae. Mit 65 Abbildungen im Text.
Einzelpreis geheftet 24.75
Subskriptionspreis geheftet 16.50

„ VI: Scitaminae — Microspermae. Mit 70 Abbildungen im Text. Einzelpreis geheftet 30.—
Subskriptionspreis geheftet 20.—

Der Subskriptionspreis verpflichtet zur Abnahme der weiteren Lieferungen. Das Werk umfaßt 7 Hefte.

Das Werk gibt einen Überblick über unsere gesamten Kenntnisse von der systematischen Anatomie der Monokotyledonen. Die einzelnen Familien werden in der Weise behandelt, daß nach kurzer Zusammenstellung der wichtigsten anatomischen Merkmale zuerst ausführlich die Anatomie des Blattes, dann die des Stammes und der Wurzel dargestellt wird. In zahlreichen Zeichnungen werden die systematisch wichtigsten anatomischen Erscheinungen dargeboten. Eine vergleichend-anatomische Übersicht wird in der Schlußlieferung gegeben.

Biologie der Flechten von Professor Dr. Tobler. Mit einer farbigen Tafel und 67 Textabbildungen. (VIII und 265 S.) 1925 Geheftet 13.50

Sammlung Borntraeger

Band 1: **Einführung in die Pflanzenpathologie.** Ein Lehrbuch für Land- und Forstwirte, Gärtner und Biologen von **Dr. H. Morstatt**, Regierungsrat an der Biolog. Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Berlin-Dahlem. 159 S. Mit 4 Abbildungen. (1923) Gebunden 3.75

„ 2: **Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung,** ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forstleute, von Professor **Dr. Erwin Baur.** 3.—5. Auflage. 108 Seiten. Mit 6 Tafeln und 11 Textabbildungen. (1924) Gebunden 4.—

„ 3: **Die Elektrizität der Gewitter** von **Dr. K. Kähler,** Meteorologisches Observatorium Potsdam, Privatdozenten an der Universität Berlin. 148 Seiten. Mit 9 Abbildungen. (1924) Gebunden 4.50

„ 4: **Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenernährung** von **Dr. phil. Otto Heuser,** Versuchs- und Saatzuchtleiter in Markee, Privatdozenten an der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin. 135 Seiten. Mit 4 Abbildungen. (1924) Gebunden 3.—

„ 5: **Die wissenschaftlichen Grundlagen der Vogelhaltung** von Professor **Fritz Braun.** 156 Seiten. (1924) Gebunden 4.20

„ 6: **Die natürlichen Grundlagen der gesetzmässigen Charakterentwicklung der Völker auf religiöser und naturwissenschaftlicher Grundlage und in Abhängigkeit von der Landschaft** von **Dr. S. Passarge,** o. ö. Professor an der Universität Hamburg. 173 Seiten. (1925) Gebunden 5.40

„ 7: **Die Gestaltungsgeschichte der Erde** von **Dr. Leopold Kober,** a. o. Professor der Geologie an der Universität Wien. VII u. 200 Seiten. Mit 60 Abbild. und 1 Karte. (1925) Gebunden 7.50

„ 8: **Zeitmessung und Sterndeutung.** Von Professor **Dr. Drecker.** 188 Seiten. Mit 67 Abbildungen. (1925) Gebunden 6.75

„ 9: **Grundzüge der mathematischen Erdkunde** von Professor **Dr. Georg Wegemann.** 184 Seiten. Mit 23 Abb. (1926) Gebunden 6.60

„ 10: **Die anorganischen Grenzgebiete der Biologie (insbesondere der Kristallvergleich)** von Professor **Hans Przibram.** Mit 65 Textabbildungen. 240 Seiten. (1926) Gebunden 7.50

„ 11: **Geometrische Optik** von **Dr. H. Boegehold.** Mit 109 Abbildungen (375 S.) 1927 Gebunden 13.50

„ 12: **Grundlagen der Erdbebenkunde** von **Dr. B. Gutenberg,** a. o. Professor für Geophysik an der Universität Frankfurt (Main). 189 S. Mit 84 Abbildungen und 1 Tafel. 1927 Gebunden 6.60

„ 13: **Grundzüge der allgemeinen Wirtschaftsgeographie** von Prof. **Dr. Bruno Dietrich,** Breslau. M. 10 Kart. (223 S.) 1927. Gebunden 8.70

„ 14: **Grundzüge der Luft- und Erdbildmessung** von **Dr. H. Sarnetzky.** Mit 117 Abbild. und 4 Zahlentafeln. (236 S.) 1928. Gebunden 12.—

Die Sammlung wird fortgesetzt

Bot.
C

Jan.30,1932. 263544
Author Cammerlohrer, Hermann
Title Blütenbiologie I.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU